



Universidad
de Alcalá

DEPARTAMENTO DE ZOOLOGÍA Y
ANTROPOLOGÍA FÍSICA

ESTUDIO DE LOS AGREGADOS DE
DÍPTEROS SARCOSAPRÓFAGOS Y SU
RELACIÓN CON LOS ECOSISTEMAS
NATURALES DE LA COMUNIDAD DE
MADRID

Memoria presentada por
Daniel Martín Vega, bajo la
dirección del Dr. Arturo Baz
Ramos, para optar al grado
de Doctor

Alcalá de Henares, 2011

DON ARTURO BAZ RAMOS, PROFESOR TITULAR DEL DEPARTAMENTO DE ZOOLOGÍA Y ANTROPOLOGÍA FÍSICA DE LA UNIVERSIDAD DE ALCALÁ,

HACE CONSTAR:

Que la presente memoria titulada “Estudio de los agregados de dípteros sarcosaprófagos y su relación con los ecosistemas naturales de la Comunidad de Madrid”, presentada por Daniel Martín Vega para optar al grado de Doctor, ha sido realizada bajo mi dirección cumpliendo las condiciones exigidas para su presentación.

Para que así conste a los efectos oportunos, firmo la presente en Alcalá de Henares, a 19 de mayo de 2011.

Fdo.: Dr. Arturo Baz Ramos

El Dr. Jacinto Gamo García, Director del Departamento de Zoología y Antropología Física de la Universidad de Alcalá, en relación con la Tesis Doctoral “Estudio de los agregados de dípteros sarcosaprófagos y su relación con los ecosistemas naturales de la Comunidad de Madrid”, de la que es autor Daniel Martín Vega, y que ha sido dirigida por el Dr. Arturo Baz Ramos, profesor titular del Departamento de Zoología y Antropología Física de la Universidad de Alcalá,

CONFIRMA que dicha Tesis reúne los requisitos necesarios para su presentación y defensa.

Para que así conste, firmo la presente en Alcalá de Henares, a 19 de mayo de 2011, con el VºBº del Tutor, Dr. Arturo Baz Ramos

Fdo.: Dr. Jacinto Gamo García

VºBº: Dr. Arturo Baz Ramos

El presente trabajo ha sido financiado por:

- Ministerio de Ciencia y Tecnología (Proyecto de Investigación BOS2003-00400)
- Universidad de Alcalá (Proyecto de Investigación PI2003/016)

Durante la elaboración de este trabajo, Daniel Martín Vega ha disfrutado de las siguientes becas:

- Programa FPI (Formación de Personal Investigador) de la Universidad de Alcalá
- Programa FPU (Formación de Profesorado Universitario) del Ministerio de Educación y Ciencia
- Beca asociada al Proyecto de Investigación IUICP/PI2010/001 del IUICP (Instituto Universitario de Investigación en Ciencias Policiales) de la Universidad de Alcalá

ESTUDIO DE LOS AGREGADOS DE
DÍPTEROS SARCOSAPRÓFAGOS Y SU
RELACIÓN CON LOS ECOSISTEMAS
NATURALES DE LA COMUNIDAD DE
MADRID

A mis padres.

*“Porque si el sol engendra gusanos
en un perro muerto, besando la
carroña, siendo un dios...”*

William Shakespeare, “Hamlet”.

Agradecimientos

Debo comenzar expresando mi agradecimiento al Dr. Arturo Baz, director de esta tesis doctoral (con todo lo que ello implica) y responsable de todos los resultados positivos que pueda contener. Asimismo, debo dar también especialmente las gracias a las Drs. Luisa Díaz Aranda y Blanca Cifrián, que me han ayudado en distintos momentos y aspectos de todo este tiempo como doctorando. El agradecimiento se extiende a todo el Departamento de Zoología y Antropología Física de la Universidad de Alcalá, con mención especial para los compañeros de tercer ciclo que han pasado por allí y con los que he compartido muchas, muchas horas: Aída, Alfonso, Carolina, Chusa, Cristina, Irene, Laura, Noemí, Silvia y Txomin.

Quisiera expresar también mi agradecimiento al Dr. Verner Michelsen, de la Universidad de Copenhague, por su valiosa colaboración y su generosidad en el trabajo sobre el hallazgo de la especie *Thyreophora cynophila*. Igualmente me encuentro en deuda con todos aquellos entomólogos que identificaron parte del material inventariado en este estudio y cuyos nombres se especifican en el capítulo 2 de esta memoria, así como con todos aquellos investigadores que han atendido algunas de mis dudas y consultas. Por supuesto, debo dar también las gracias al personal del servicio de préstamo interbibliotecario de la Universidad de Alcalá, por satisfacer todas mis peticiones bibliográficas, algunas de ellas realmente complicadas. Con la ayuda de todos ellos este trabajo ha podido llegar a mejor término. Querría aprovechar además para dar también las gracias a los Drs.

Francisco Ponce Gordo y Rafael Martínez Díaz, de la Universidad Complutense de Madrid y la Universidad Autónoma de Madrid, respectivamente, por permitirme colaborar en sus proyectos y aprender con ellos cuando era un recién licenciado con muchas dudas sobre hacia dónde dirigirme.

Por último, no puedo dejar de dar las gracias a todos los familiares y amigos que, aunque muchas veces no entiendan muy bien qué hago estudiando “los bichos que se comen a los muertos”, me han dado durante todo este tiempo el ánimo necesario para evitar que me quedase a medio camino. Como mis padres y mi hermano. O mis abuelas y abuelos, tías y tíos, primas y primos. O Pilar Menéndez. O Mariluz Mateos. O Álvaro Barranco, o los dos Albertos (Pérez y Carrasco), o Pablo Malavé, o Raúl Diego, o Javier Cardenete, o Carlos Domínguez, o Javier Cacho, o José Juan Gallardo, o Paloma Pérez, o Pablo G. Cuadrado, o Susana Sánchez. O muchas más personas que harían esto interminable. A todos ellos, gracias.

Índice

<i>Resumen / Abstract</i>	21
CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN.	25
1.1 La carroña como recurso.	26
1.2 Importancia y aplicaciones de los dípteros sarcosaprófagos	29
1.3 La importancia de los estudios faunísticos regionales. Co- nocimiento sobre los dípteros sarcosaprófagos en la Península Ibérica.	32
1.4 Justificación y objetivo del estudio.	35
CAPÍTULO 2. ÁREA DE ESTUDIO. METODOLOGÍA.	37
2.1 Descripción del área de estudio.	37
2.1.1 Variables topográficas y climáticas. Pisos biocli- máticos.	38
2.1.2 Variables edáficas.	41
2.1.3 Variables de uso del territorio.	43
2.2 Metodología.	44
2.2.1 Diseño de muestreo. Selección de localidades.	44
2.2.2 Validez de la selección de localidades.	50
2.2.3 Trampas.	60
2.2.4 Procesado e identificación de las muestras.	66
2.2.5 Análisis y tratamiento de los datos.	67

CAPÍTULO 3. COMPOSICIÓN FAUNÍSTICA.	71
3.1 El inventario de especies.	71
3.1.1 Familia Calliphoridae.	77
3.1.2 Familia Dryomyzidae.	85
3.1.3 Familia Heleomyzidae.	86
3.1.4 Familia Muscidae.	91
3.1.5 Familia Piophilidae.	100
3.1.6 Familia Platystomatidae.	106
3.1.7 Familia Sarcophagidae.	106
3.1.8 Familia Scathophagidae.	117
3.1.9 Familia Sepsidae.	118
3.1.10 Familia Tachinidae.	119
3.1.11 Familia Ulidiidae.	124
3.2 Las familias no identificadas.	127
3.3 La importancia de inventariar la biodiversidad: El caso ex- cepcional de la familia Piophilidae.	129
3.4 La presencia de especies no necrófagas en el inventario. ...	138
3.5 Sex-ratio.	141
 CAPÍTULO 4. RIQUEZA Y DIVERSIDAD DE ESPECIES. ...	149
4.1 Estimas de la riqueza de especies.	149
4.1.1 Curvas de acumulación de especies.	151
4.1.2 Estimadores no paramétricos.	158
4.1.3 Discusión sobre las diferentes estimas de riqueza de especies obtenidas.	164
4.2 Patrones de diversidad.	168
4.2.1 Índices de diversidad, dominancia y equitatividad	168
4.2.2 Influencia del hábitat en la diversidad de especies	186
 CAPÍTULO 5. ESTACIONALIDAD Y FENOLOGÍA.	197
5.1 Variación estacional en el número de especies y ejemplares	198
5.1.1 Variaciones estacionales.	198
5.1.2 Variaciones estacionales en los diferentes pisos bioclimáticos y hábitats.	202
5.2 Rango y amplitud de nicho estacional.	217
5.2.1 Rango estacional.	217
5.2.2 Amplitud de nicho estacional de las especies más significativas.	223

5.3 Fenología de las especies más representativas.	226
5.3.1 Familia Calliphoridae.	231
5.3.2 Familia Muscidae.	242
5.3.3 Familia Heleomyzidae.	251
5.3.4 Familia Sarcophagidae.	259
5.3.5 Familia Piophilidae.	264
5.3.6 Familia Ulidiidae.	271
 CAPÍTULO 6. LOS AGREGADOS DE DÍPTEROS SARCO- SAPRÓFAGOS.	275
6.1 Variación espacial de los agregados de especies de dípteros sarcosaprófagos y preferencias de hábitat de las principales es- pecies.	276
6.2 Variación espacio-temporal de los agregados de especies de dípteros sarcosaprófagos.	306
6.2.1 Verano.	306
6.2.2 Otoño.	315
6.2.3 Invierno.	323
6.2.4 Primavera.	328
 <i>Conclusiones.</i>	337
<i>Referencias.</i>	343
 ANEXO. ARTÍCULOS PUBLICADOS.	389
Artículo publicado en <i>Entomologia Generalis</i>	391
Artículo publicado en <i>Boletín de la Asociación española de Entomología</i>	401
Artículo publicado en <i>Systematic Entomology</i>	405
Artículo publicado en <i>European Journal of Entomology</i>	415
Artículo publicado en <i>Medical and Veterinary Entomology</i>	419

Resumen

El orden Diptera constituye un grupo de insectos especialmente diverso y de gran importancia económica y sanitaria, aspectos que se ven acentuados en el caso de aquellas especies que se desarrollan sobre materia orgánica en descomposición. Sin embargo, a pesar del interés y las aplicaciones de estos dípteros sarcosaprófagos, el conocimiento sobre su ecología en la Península Ibérica es aún muy limitado. Este trabajo presenta un estudio sobre los agregados de dípteros sarcosaprófagos en los siete ecosistemas naturales más característicos de la Comunidad de Madrid como región representativa del centro peninsular. Un total de 22202 ejemplares pertenecientes a 11 familias y a 87 especies de dípteros sarcosaprófagos fueron capturados mediante el uso de trampas cebadas con carroña en 21 localidades entre junio de 2006 y mayo de 2007. Las familias más abundantes fueron Calliphoridae (41% de las capturas), Muscidae (36%), Heleomyzidae (9%), Sarcophagidae (7%), Piophilidae (5%) y Ulidiidae (2%). El resto de familias supusieron menos del 1% de las capturas totales. Además, dentro de la familia Piophilidae se citaron tres especies nuevas para la fauna ibérica: *Piophila megastigmata*, *Prochyliza nigricornis* y *Thyreophora cynophila*. La proporción de sexos en las capturas estuvo significativamente desviada a favor de las hembras en las familias Calliphoridae, Muscidae y Sarcophagidae, mientras que no se encontraron diferencias entre el número de capturas de ambos sexos en las familias Heleomyzidae, Piophilidae y Ulidiidae. El uso de métodos no paramétricos y métodos de extrapolación a partir de curvas de acumulación de especies confirmó la representatividad de los muestreos

realizados y permitió obtener una estima de la riqueza específica en cada una de las localidades, mientras que los valores de diversidad fueron calculados mediante los índices de Shannon y de Simpson y contrastados con el cálculo de índices de dominancia y equitatividad. Se estudió también la influencia de las características del hábitat en la diversidad de especies y se encontraron diferencias significativas al considerar la altitud, la pendiente, la radiación solar y la temperatura media. Además, el mayor número de individuos fue capturado en los meses más cálidos, observándose una progresión estacional en la aparición de las diferentes especies, así como una reducción del periodo óptimo de actividad de los dípteros en los ecosistemas oromediterráneos, donde el número de especies inventariadas y sus rangos estacionales fueron siempre menores. En este sentido, es posible diferenciar tres grupos de ecosistemas en función de la composición de sus agregados típicos de especies, que coinciden con los tres pisos bioclimáticos muestreados, encontrándose las mayores diferencias al comparar el agregado típico de los ecosistemas oromediterráneos con los agregados de ecosistemas mesomediterráneos y supramediterráneos. Las diferencias entre los agregados de los distintos ecosistemas fueron patentes en los meses de verano y otoño, mientras que fueron menos significativas en invierno y primavera.

Abstract

The order Diptera constitutes a particularly diverse group of insects with great economic and sanitary importance, both aspects accentuated in the case of those species which breed in decomposing organic matter. However, despite their interest and applications, the knowledge about the ecology of the sarcosaprophagous Diptera is still very limited in the Iberian Peninsula. The present work shows a study about the assemblages of sarcosaprophagous Diptera in the seven typical natural ecosystems of the Community of Madrid, a representative region of the peninsular centre. A total of 22202 specimens belonging to 11 families and to 87 species of sarcosaprophagous Diptera were collected with carrion-baited traps in 21 localities between June 2006 and May 2007. The most abundant families were Calliphoridae (41% of the total captures), Muscidae (36%), Heleomyzidae (9%), Sarcophagidae (7%), Piophilidae (5%) and Ulidiidae (2%). The remaining families constituted less than 1% of the total captures. Moreover, three new Piophilidae species for the Iberian fauna were recorded: *Piophila megastigmata*, *Prochyliza nigricornis* and *Thyreophora cynophila*. The *sex-ratio* was female-biased in families Calliphoridae, Muscidae and Sarcophagidae, but no significant differences were observed in families Heleomyzidae, Piophilidae and Ulidiidae. The use of non-parametric methods and the extrapolation from species accumulation curves confirmed the representation of the sampling and calculated an estimation of the species richness for each locality; while diversity values were obtained by Shannon and Simpson indexes and contrasted with dominance and equitability indexes. The influence of the

characteristics of habitat in the species diversity was also studied; with significant differences considering altitude, slope, sun radiation and mean temperature. Furthermore, the main part of the individuals was collected in the warmest months showing a seasonal progression in the appearance of different species, as well as a reduction in the optimal period of Diptera activity at oromediterranean ecosystems, where the number of registered species and their seasonal breadth were always lower. In this sense, it is possible to differentiate three groups of ecosystems depending on their typical species assemblage composition; which coincides with the three sampled bioclimatical levels, with the greatest differences comparing the assemblages from oromediterranean ecosystems with those from mesomediterranean and supramediterranean ecosystems. Differences between the assemblages from different ecosystems were clear in summer and autumn, while such differences were less significant in winter and spring.

Capítulo 1

Introducción

Conocemos únicamente una pequeña parte de la diversidad biológica. A pesar de que en los últimos tiempos el término “biodiversidad” ha logrado tener una presencia constante en los medios de comunicación y de que se ha impuesto cierta concienciación sobre la importancia de conservarla y los beneficios que reporta (PEARCE & MORAN, 1994; PIMM *et al.*, 1995), existe un conocimiento muy limitado del número de especies que viven no sólo en todo el planeta (STORK, 1993), sino también de cuáles viven en una región determinada (FONTAINE *et al.*, 2007). En realidad, aunque la especie es sin lugar a dudas la unidad más patente y reconocible de diversidad biológica, existen otras formas o niveles de biodiversidad, como los genes o los ecosistemas (PEARCE & MORAN, 1994). Por tanto, aunque los estudios sobre diversidad y las políticas de conservación se centren con frecuencia únicamente en la especie como unidad (MYERS *et al.*, 2000), es importante tener en cuenta la presencia de una diversidad funcional de los organismos como motor imprescindible de los diferentes procesos ecológicos y de la variedad de hábitats existente.

En cualquier caso, no se puede negar que, entre todos los organismos, es en el filo de los artrópodos, y más concretamente en la clase de los insectos, donde se encuentra una mayor diversidad de especies y de funciones (KELLERT, 1993; KIM, 1993). De hecho, aunque las estimas sobre el número de especies de insectos existentes oscilan entre el millón y los cincuenta millones (ERWIN, 1991; SAMWAYS, 1994), son en todo caso muy superiores al número conocido o esti-

mado para cualquier otro grupo de organismos (MAY, 1992). Además, dentro de los insectos, la gran mayoría de las especies descritas se concentra principalmente entre cuatro órdenes: Coleoptera, Diptera, Lepidoptera e Hymenoptera (MAY, 1988). Y si bien la enorme importancia de los insectos no sólo tiene lugar desde una perspectiva biológica sino también económica, social y cultural (KELLERT, 1993), es posible distinguir algunos grupos en los que dicha importancia es más patente. Quizá el ejemplo más claro es precisamente el de los dípteros. Así, muchas especies de moscas y mosquitos, como comúnmente se denomina a los dos grandes subórdenes (Brachycera y Nematocera, respectivamente) incluidos en el orden Diptera, presentan mayores incidencias en asociación con condiciones de mayor agrupamiento humano, fenómeno conocido como sinantropía (NUORTEVA, 1963); y debido a ello varias especies han acompañado al hombre a lo largo de la historia en sus migraciones y dispersiones, presentando una distribución cosmopolita (ver por ejemplo EVENHUIS, 1989). Por ello, no es de extrañar que la influencia de los dípteros pueda reconocerse en múltiples aspectos de la vida del hombre, aunque generalmente con un matiz negativo (NÁJERA ANGULO, 1947).

A pesar de que con el nombre común de “moscas” parece hacerse referencia únicamente a aquellas especies con marcada sinantropía y de amplia distribución, como ocurre con distintas especies de las familias Muscidae y Calliphoridae, el orden Diptera, suborden Brachycera, incluye cerca de 140 familias y miles de especies que ocupan diferentes regiones y nichos ecológicos. De acuerdo con ello, es posible distinguir familias y especies con diferentes regímenes tróficos, como pueden ser fitófagos, depredadores, hematófagos o sarcosaprófagos. Este último término hace referencia a aquellos organismos que se alimentan de materia orgánica en descomposición, y que por tanto son un componente fundamental en el proceso de reciclaje de los nutrientes.

1.1 - LA CARROÑA COMO RECURSO

Dentro de los distintos tipos de materia orgánica en descomposición presentes en cualquier tipo de hábitat, la carroña es particularmente escasa. Los cadáveres suponen una importante fuente de proteínas para los organismos descomponedores y para muchas especies animales, no únicamente insectos (ver por ejemplo HAGLUND *et al.*, 1989;

DeVAULT *et al.*, 2003), por lo que son un bien codiciado pero efímero, a la vez que disperso y de aparición impredecible. Por si fuera poco, la progresiva desaparición de muchos grandes vertebrados en algunos continentes, así como los cambios en las medidas de higiene adoptados en la ganadería, han supuesto una importante disminución en el número de cadáveres de grandes animales disponibles en la naturaleza (MARGALIDA *et al.*, 2010). En todo caso, la gran escasez y eventualidad que caracteriza a la carroña se da tanto en cadáveres de animales grandes como en los de animales pequeños (HANSKI, 1987; DeVAULT *et al.*, 2003; WERNER & RAFFA, 2003), del mismo modo que la reducción de las partes blandas de un cadáver es muy rápida, independientemente del tamaño del mismo (BRAACK, 1981). Por otro lado, la habilidad para dispersarse, el pequeño tamaño y las cortas generaciones que presentan los insectos les hacen especialmente eficaces en la explotación de recursos fugaces y dispersos como la carroña (TURNER, 1991). El gran desarrollo de los órganos sensoriales en estos insectos (DETHIER, 1947; SUKONTASON *et al.*, 2004) permite además la detección rápida y a larga distancia de un cadáver, en algunos casos incluso en los momentos posteriores a la muerte (REIBE & MADEA, 2010).

Siendo una fuente de alimento altamente nutritiva pero a la vez tan escasa y eventual, es lógico pensar que la carroña será también un recurso por el que existe una intensa competencia por parte de una elevada cantidad de especies (BRAACK, 1987). Además, mientras que un cadáver de pequeño tamaño ofrece una importante fuente de proteínas que muchos insectos utilizan como sustrato para el desarrollo de su descendencia, un cadáver de mayores dimensiones ofrece también refugio, un sitio de encuentro y sobre el que aparearse o un lugar en el que encontrar abundantes presas. En otras palabras, la carroña funciona como un pequeño ecosistema en sí misma, alojando toda una comunidad de insectos que aprovechan y explotan este recurso de diferentes maneras (BRAACK, 1987; BAZ *et al.*, 2010b). Así, sobre un cadáver pueden distinguirse no sólo especies estrictamente necrófagas (es decir, aquellas que se alimentan directamente del cadáver y completan su ciclo de vida sobre él), sino también necrófilas (aquellas que son atraídas por la carroña pero que son depredadoras o parasitoides de otras especies, principalmente larvas de dípteros necrófagos), saprófagas (aquellas que se alimentan de cualquier tipo de materia orgánica en descomposición, y que no suelen completar su ciclo de vida sobre el cadáver) y oportunistas o accidentales (aquellas

que utilizan el cadáver como refugio, o que tienen un régimen trófico diferente pero obtienen eventualmente de la carroña un aporte nutritivo extra). En conjunto, todas estas especies componen la comunidad de insectos sarcosaprófagos que se encuentra en los cadáveres.

Por otro lado, la descomposición de un cadáver es un proceso dinámico en el que entran en juego tanto la acción de los animales carroñeros como las diferentes reacciones bioquímicas producidas por la actividad bacteriana (MOLINA CABALLERO, 1953). Como resultado, el cadáver pasa por diferentes fases o estados de descomposición, de manera que la composición de especies típicamente asociadas a dichos restos cambia en cada una de ellas (LEFEBVRE & GAUDRY, 2009). Este proceso se conoce como sucesión cadavérica y es la base de la aplicación de la entomología a la medicina legal, tal y como se verá más adelante. Las especies de insectos necrófagos han desarrollado por tanto diferentes estrategias mostrando atracción por distintas fases de la descomposición y a determinados olores asociados a ellas. De hecho, los microorganismos responsables de las fermentaciones y de las diferentes reacciones proteolíticas que a su vez producen los olores típicos de la putrefacción pueden también actuar como inductores de la ovoposición en algunas especies de dípteros (ver por ejemplo GRAHAM & KELLY, 1971). Son además los dípteros los que claramente dominan la mayoría de las fases de descomposición de un cadáver, y por tanto los insectos sarcosaprófagos más importantes en dicho proceso. Aunque pueden darse casos en los que los primeros estados de descomposición (es decir, cuando los restos conservan gran cantidad de tejidos y partes blandas, por lo que corresponden al periodo en el que puede encontrarse mayor densidad de insectos sobre un cadáver) estén conducidos por especies de coleópteros necrófagos, la tónica general es que sean las larvas de dípteros de la familia Calliphoridae las que devoren en masa los tejidos del cadáver (MATUSZEWSKI *et al.*, 2010). Esta familia cuenta con varias especies necrófagas estrictas cuyas hembras son generalmente las primeras en llegar a los cadáveres (frecuentemente en los primeros minutos después de la muerte) para ovopositar (SMITH, 1986), de manera que sus larvas alcanzan densidades tan elevadas que llegan a desplazar a otras especies de insectos necrófagos (TRUMBO, 1990). Sin embargo, otras familias de dípteros son igualmente importantes en los procesos de descomposición de la carroña mediante el desarrollo de estrategias diferentes a las de los califóridos. Las larvas de varias especies de la familia Sarcophagidae, por ejemplo, son frecuentes en la carroña

compartiendo este recurso con las larvas de Calliphoridae (ROMERA *et al.*, 2003), aunque nunca aparecen en números tan elevados como estas últimas. Las hembras de Sarcophagidae son generalmente larvíparas, asegurando así que sus larvas acceden directamente a la carroña ahorrando el tiempo de eclosión de los huevos (PAPE, 1987). Por otro lado, las larvas de algunas especies de la familia Piophilidae también pueden llegar a alcanzar grandes densidades sobre la carroña, aunque aparecen mayoritariamente en los estados de descomposición más avanzada (McALPINE, 1977). La estrategia de aprovechamiento de la carroña más extrema, no obstante, se encuentra dentro de esta familia: las larvas de las especies de la subtribu Thyreophorina se desarrollan preferentemente en la médula de los huesos de grandes vertebrados (FREIDBERG, 1981; MARTÍN-VEGA *et al.*, 2010a), apareciendo por tanto asociadas a los restos esqueléticos en los últimos estados de descomposición de un cadáver.

1.2 - IMPORTANCIA Y APLICACIONES DE LOS DÍPTEROS SARCOSAPRÓFAGOS

Tal y como se ha visto hasta ahora, aunque son varios los órdenes de insectos que pueden encontrarse explotando la carroña, son los órdenes Diptera y Coleoptera los claramente dominantes entre la fauna sarcosaprófaga (BRAACK, 1987). Y aunque no hay que desdeñar la influencia que pueden tener los coleópteros en el proceso de descomposición de un cadáver (KULSHRESTHA & SATPATHY, 2001; SCHROEDER *et al.*, 2002; MATUSZEWSKI *et al.*, 2010), son los dípteros los que alcanzan mayores densidades en la carroña y por tanto aquellos cuya acción ejerce mayor influencia en el proceso de descomposición (TURNER, 1991). Dicho proceso es imprescindible para el correcto funcionamiento de cualquier ecosistema, que depende de que el reciclaje de los nutrientes sea efectivo. En este sentido, la importancia de los insectos sarcosaprófagos consiste no sólo en que aceleran el retorno de los nutrientes a la cadena trófica, sino también en que, al dispersarse, esparcen dichos nutrientes y contribuyen a diluir el foco potencial de enfermedades infecciosas que supone un cadáver (BRAACK, 1987).

Precisamente, es en relación con esas enfermedades infecciosas donde se encuentra otro de los aspectos importantes de los dípteros necrófagos. La carroña es un caldo de cultivo perfecto para

numerosos microorganismos infecciosos, de manera que los dípteros que acuden a los cadáveres pueden actuar como simples vectores mecánicos de dichos patógenos. Es más, los primeros pasos en la entomología médica y veterinaria, allá por la segunda mitad del siglo XIX, fueron orientados precisamente al papel que juegan las moscas en la transmisión mecánica de determinadas enfermedades (PEINADO & MATEOS, 1989). En 1869 se demostró experimentalmente que algunas especies de las familias Muscidae y Calliphoridae podían actuar como vectores mecánicos de la bacteria responsable del ántrax o carbunco, *Bacillus anthracis* Cohn (PEINADO & MATEOS, 1989), y en años posteriores se observó que los dípteros eran también vectores potenciales de diferentes especies de bacterias, virus, protozoos y helmintos patógenos (TORREY, 1912; GREENBERG, 1971, 1973). No hay que olvidar que muchas de las especies de dípteros sarcosaprófagos tienen además un marcado carácter sinantrópico y pueden llegar a alcanzar grandes densidades de población, por lo que suponen un importante factor de riesgo en algunas zonas urbanas (ver por ejemplo RAHUMA *et al.*, 2005), todo ello sin contar con la estrecha relación de algunas de estas especies con la industria alimentaria (ver por ejemplo CANDIDA & AGATINO, 2004). Sin embargo, quizás la mayor importancia médica y veterinaria de los dípteros sarcosaprófagos está en su papel como agentes productores de miasis, un tipo de parasitosis que consiste en la acción traumática producida por la invasión de tejidos animales por larvas de díptero. Dichas larvas se desarrollan alimentándose de los tejidos vivos o muertos de su hospedador, incluido el hombre, provocando molestias, dolor, daños en la piel y, en casos extremos, la muerte del individuo (PARIENTE *et al.*, 2009). Este tipo de enfermedad es principalmente problemático en la industria ganadera, donde genera pérdidas anuales millonarias (HALL & WALL, 1995). En la Península Ibérica, la especie de díptero que causa miasis en el ganado con mayor frecuencia es el sarcófago *Wohlfahrtia magnifica* (Schiner), mientras que en el norte de Europa es el califórido *Lucilia sericata* (Meigen), de hábitos mayoritariamente necrófagos en las regiones del sur (MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 2007; ver capítulo 5, apartado 5.3.1). Al igual que *L. sericata*, otras especies de Calliphoridae necrófagos pueden actuar también como agentes miásicos facultativos, aunque siempre con menor prevalencia (ERZINCLIOGLU, 1987) y necesitando en todo caso un sustrato con cierto grado de autólisis y descomposición bacteriana (PARIENTE *et al.*, 2009). Del mismo modo, pueden encontrarse casos puntuales de miasis producidas por especies necrófagas de la familia Piophilidae

(PÉREZ ÍÑIGO, 1971; SALEH & EL SIBAE, 1993). Debe señalarse además que ciertas especies de dípteros miásicos pueden ser utilizadas en medicina con fines terapéuticos para la cicatrización y cura de determinadas heridas (ver por ejemplo MUMCUOGLU *et al.*, 1999).

Por otro lado, uno de los aspectos de la entomología médica que genera mayor interés y número de trabajos en la actualidad es la aplicación de los insectos sarcosaprófagos en la medicina legal y las ciencias forenses. Los artrópodos que se encuentran asociados a los cadáveres pueden proporcionar información útil en las investigaciones policiales y/o judiciales, denominándose a esta disciplina entomología forense. Sin embargo, a pesar de que se trata de una disciplina con casi dos siglos de historia, su evolución ha sido lenta y ha sido en las últimas décadas cuando han comenzado a proliferar los estudios y las aplicaciones en este campo (GUPTA & SETIA, 2004; GÓMEZ-GÓMEZ *et al.*, 2007). En realidad, la presencia de determinados dípteros asociados a los cadáveres comenzó a documentarse varios siglos atrás, con las observaciones de REDI (1668) u ORFILA & LESUEUR (1831), e incluso existe registro de un crimen resuelto en China en el siglo XIII gracias al conocimiento de dicha asociación (BENECKE, 2001). En cualquier caso, es en pleno siglo XIX cuando BERGERET (1855) aplica por primera vez la entomología para establecer la fecha de la muerte en un caso de infanticidio. Este suceso llamó la atención de MÉGNIN (1894), quien estableció que existía una sucesión de especies de insectos sobre los cadáveres, pudiendo asociarse diferentes grupos o “legiones” de especies a distintos momentos y tiempos del proceso de descomposición. Aplicando dichos conocimientos, MÉGNIN (1894) propuso que podría datarse la fecha de la muerte de un individuo en base a la fauna de artrópodos encontrada sobre el cadáver. A día de hoy, y aunque obviamente muchas de las aseveraciones hechas por MÉGNIN (1894) han sido revisadas y han quedado obsoletas, su trabajo sigue siendo la base de la entomología médico-legal, y la estima del intervalo post-mortem continúa siendo la aportación más importante de esta disciplina (GÓMEZ-GÓMEZ *et al.*, 2007). Hay que destacar, no obstante, que otros aspectos de la entomología forense, como la entomotoxicología, o incluso la presencia de miasis, pueden aplicarse en la resolución de casos criminales, de negligencia médica o de abandono (AMENDT *et al.*, 2004). En todo caso, aunque otros grupos de artrópodos pueden ser de utilidad (ver por ejemplo KULSHRESTHA & SATPATHY, 2001; DISNEY & MUNK, 2004; TURNER, 2009), son sin lugar a dudas los dípteros los más usados

como indicadores forenses (GREENBERG, 1991).

Por último, una aplicación adicional de los dípteros sarcosaprófagos consiste en su uso como indicadores ambientales en estudios de fragmentación de hábitat. La fragmentación de los ecosistemas naturales se ha incrementado notablemente en las últimas décadas y su tendencia es a aumentar aún más (HOUGHTON, 1994). Dicha fragmentación afecta directamente a la fauna de insectos presente en el medio (DIDHAM *et al.*, 1996), ya que estos están a su vez directamente involucrados en muchos de los procesos biológicos que resultan críticos en el funcionamiento de cualquier ecosistema, como la polinización o la propia descomposición de la materia orgánica (GIBBS & STANTON, 2001). Sin embargo, los estudios sobre los efectos de la fragmentación de los ecosistemas naturales en las comunidades de insectos sarcosaprófagos son aún muy escasos, aunque se ha observado que diferencias en la calidad del hábitat afectan a la agregación y a la asociación interespecífica en el caso de los dípteros carroñeros (WOODCOCK *et al.*, 2002). Como se ha venido diciendo hasta ahora, la carroña es un recurso efímero y disperso por el que existe una intensa competencia, aunque lejos de que unas especies excluyan a otras, parece que la coexistencia es la tónica general (ATKINSON & SHORROCKS, 1981; BRAACK, 1987; WOODCOCK *et al.*, 2002). En este sentido, es importante conocer la composición de los agregados de especies de dípteros sarcosaprófagos en un determinado tipo de ecosistema para poder evaluar el grado de conservación del mismo. Algunas especies están fuertemente asociadas con hábitats concretos, a la vez que los modelos de agregación no son estáticos y pueden estar significativamente influenciados por la calidad del hábitat dentro de sistemas aparentemente similares (WOODCOCK *et al.*, 2002). Dado que en los últimos años existe un auge de los estudios sobre insectos necrófagos para su aplicación en la entomología médico-legal (GÓMEZ-GÓMEZ *et al.*, 2007), se presenta una gran oportunidad para profundizar en el potencial de este tipo de insectos como indicadores ambientales.

1.3 – LA IMPORTANCIA DE LOS ESTUDIOS FAUNÍSTICOS REGIONALES. CONOCIMIENTO SOBRE LOS DÍPTEROS SARCOSAPRÓFAGOS EN LA PENÍNSULA IBÉRICA

Desde que MÉGNIN (1894) publicase su célebre tratado “La faune des cadavres”, muchos autores se interesaron por el estudio de los in-

sectos asociados con la carroña y la utilidad de la entomología en la resolución de casos forenses. De este modo, numerosas publicaciones recogieron y reprodujeron íntegramente la sucesión de especies propuesta por MÉGNIN (1894). Es más, en la actualidad su clasificación de los insectos en “legiones” u “oleadas” según su momento de llegada al cadáver puede encontrarse aún en algunos trabajos (ver por ejemplo BRAIG & PEROTTI, 2009). La comunidad científica española no fue una excepción, y los estudios de MÉGNIN (1894), así como los primeros avances de la entomología médico-legal, fueron tempranamente divulgados (GRAELLS, 1886; MEDINA Y RAMOS, 1888), acompañándolos en ocasiones de observaciones puntuales (RÍOS, 1902a, 1902b). Sin embargo, bien es cierto que en los años posteriores otros autores cuestionaron la validez de los resultados de MÉGNIN (1894) en la Península Ibérica, resaltando la importancia de conocer la fauna cadavérica en las diferentes regiones geográficas (ver por ejemplo LECHA-MARZO, 1917; PIGA, 1928; BÁGUENA, 1952). Por ejemplo, PIGA (1928) escribió a este respecto: “Bastantes de las aseveraciones hechas por Mégnin, tomadas como artículo de fe y copiadas por todos los autores sin procurar comprobar su exactitud, van siendo en estos últimos años rectificadas, cosa que no tiene nada de extraño, puesto que aun siendo completamente exacto todo lo observado por el sabio entomólogo, es lógico deducir la diferencia y variabilidad de la fauna cadavérica en diferentes regiones”. A pesar de conocerse la necesidad de realizar estudios regionales sobre la fauna sarcosaprófaga desde un punto de vista tan aplicado como el de la entomología médico-legal, los trabajos en este sentido han sido durante muchos años escasos en la Península Ibérica, hasta el punto de que en la actualidad se siguen reclamando este tipo de estudios en dicha región (ARNALDOS *et al.*, 2006; GÓMEZ-GÓMEZ *et al.*, 2007; VELÁSQUEZ *et al.*, 2010).

Llama la atención que el conocimiento sobre la biología, distribución y diversidad de los insectos sarcosaprófagos en general, y de los dípteros en particular, sea tan limitado aún en la Península Ibérica, a pesar de la gran importancia biológica y aplicada que tienen estos insectos (ver apartado 1.2). Sin embargo, bien es cierto que la Península Ibérica se encuadra dentro de la cuenca del Mediterráneo, uno de los llamados “puntos calientes de biodiversidad” del planeta, en los que existen concentraciones excepcionales de diferentes especies (MYERS *et al.*, 2000); y que el conocimiento sobre la distribución geográfica de muchas especies de insectos se reduce frecuentemente a citas puntuales (FONTAINE *et al.*, 2007). En cualquier

caso, en el aspecto faunístico, históricamente diferentes entomólogos y naturalistas, españoles y extranjeros, hicieron valiosas aportaciones para inventariar la fauna ibérica de dípteros, incluyendo lógicamente aquellas especies de biología sarcosaprófaga. Fue ARIAS ENCOBET (1912a, 1912b) quien realizó el primer esfuerzo de reunir todas las citas publicadas en un único catálogo de los dípteros ibéricos. Casi un siglo después, CARLES-TOLRÁ HJORTH-ANDERSEN (2002) actualizaría y corregiría dicho catálogo, al que continuamente se le van añadiendo nuevas especies (ver por ejemplo CARLES-TOLRÁ, 2006). Queda claro que el inventario de las especies ibéricas de dípteros está lejos de ser completo. En el caso concreto de la comunidad de dípteros sarcosaprófagos, las características biogeográficas de la Península Ibérica hacen que sea especialmente diversa (VELÁSQUEZ *et al.*, 2010), por lo que es necesario que en esta región se extiendan los estudios faunísticos. No obstante, hay que destacar los trabajos faunísticos y sistemáticos de PERIS & LLORENTE (1963), GONZÁLEZ-MORA & PERIS (1988), GONZÁLEZ-MORA (1989), PERIS & GONZÁLEZ-MORA (1991) Y PERIS *et al.* (1994a, 1994b, 1994c, 1998, 1999) sobre las familias Caliphoridae, Muscidae y Sarcophagidae, dado que son un componente fundamental de las comunidades de dípteros sarcosaprófagos.

Dejando a un lado los aspectos faunísticos y sistemáticos, los estudios sobre dípteros sarcosaprófagos desde una perspectiva ecológica o aplicada no son tampoco abundantes en la Península Ibérica. De hecho, fueron realmente escasos hasta la última década del siglo XX. Desde el punto de vista aplicado, el estudio de las miasis en España se ha centrado básicamente en las producidas por el sarcófago *W. magnifica* (PARIENTE *et al.*, 2009), aunque GÓMEZ FERNÁNDEZ (1953, 1958) y GUEVARA POZO & GÓMEZ FERNÁNDEZ (1955) realizaron algunos estudios sobre especies de califóridos necrófagos que pueden también actuar como agentes miásicos facultativos, aportando principalmente información sobre los caracteres morfológicos de sus estados larvarios. Un repaso histórico al estudio de las miasis en España puede encontrarse en SOLER CRUZ (2000). Por otro lado, es la aplicación de los dípteros sarcosaprófagos a la medicina legal la que sin embargo ha despertado mayor interés, como se comentó al principio de este apartado. A remolque de la expectación surgida a partir de los trabajos de MÉGNIN (1894), aparecieron eventualmente trabajos en los que se aportaban observaciones sobre la biología de algunas especies de dípteros necrófagos en la Península Ibérica y ciertas aproximaciones experimentales (RÍOS, 1902a, 1902b; LE-

CHA-MARZO, 1927; BÁGUENA, 1952; DOMÍNGUEZ MARTÍNEZ & GÓMEZ FERNÁNDEZ, 1957, 1963; ROMERO PALANCO & MUNGUÍA GIRÓN, 1986). A partir de la última década del siglo XX, coincidiendo con el auge de las investigaciones en entomología forense a nivel internacional, el número de trabajos sobre diferentes aspectos de los dípteros sarcosaprófagos ha aumentado considerablemente (GÓMEZ-GÓMEZ *et al.*, 2007; VELÁSQUEZ *et al.*, 2010). Deben destacarse los trabajos sobre sucesión de insectos realizados en el tercio norte peninsular por CASTILLO MIRALBES (2002) y en el sureste de la Península por ARNALDOS *et al.* (2001, 2004, 2005) y ROMERA *et al.* (2003). Con datos faunísticos y ecológicos sobre dípteros sarcosaprófagos en la Península Ibérica han contribuido MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.* (1998, 1999, 2000a, 2000b, 2001, 2005a, 2005b, 2007), PÉREZ MORENO (2004) y PÉREZ MORENO *et al.* (2006) en el este y centro peninsular; MONEO-PELLITERO & SALOÑA-BORDAS (2007) y SALOÑA BORDAS *et al.* (2009) en el norte; PRADO E CASTRO & GARCÍA (2010) y PRADO E CASTRO *et al.* (2009, 2010) en el oeste; y BAZ *et al.* (2007) en el centro peninsular.

1.4 – JUSTIFICACIÓN Y OBJETIVOS DEL ESTUDIO

Como se ha venido explicando en los anteriores apartados, es necesario conocer y registrar la biodiversidad y distribución de las especies en las diferentes regiones, existiendo precisamente aún un profundo desconocimiento en este sentido en el caso de los invertebrados (MARTÍN-ALBALADEJO, 2005; FONTAINE *et al.*, 2007). Además, en el caso concreto de los dípteros sarcosaprófagos, conocer su diversidad, distribución y biología tiene un valor añadido, dadas las varias aplicaciones que ofrecen estos insectos (ver apartado 1.2). Un uso correcto de estas especies en las diferentes disciplinas aplicadas requiere de un conocimiento previo de su biología y su distribución regional (ARNALDOS *et al.*, 2006).

Por todo esto, el presente trabajo de investigación nació con la finalidad de conocer y estudiar diferentes aspectos de los agregados de especies de dípteros sarcosaprófagos que pueden encontrarse en los ecosistemas naturales de la Comunidad de Madrid como región representativa del centro de la Península Ibérica. En este sentido se plantearon cuatro objetivos fundamentales, cuya consecución se describirá en los siguientes capítulos:

1. Profundizar en el conocimiento sobre la diversidad de dípteros sarcosaprófagos que habitan los ecosistemas naturales del centro peninsular, contrastando su composición faunística con la de otras regiones de la Península Ibérica.
2. Determinar y estimar la riqueza y diversidad específica de dípteros sarcosaprófagos en los ecosistemas naturales del centro peninsular. Evaluar la representatividad de los muestreos realizados y la eficacia de los distintos métodos de estimación de riqueza de especies. Estudiar la influencia de las variables topográficas y climáticas en la diversidad de especies.
3. Estudiar las fluctuaciones estacionales en el número de especies e individuos de dípteros sarcosaprófagos en los diferentes ecosistemas naturales del centro peninsular. Conocer los patrones fenológicos, el rango y la amplitud de nicho estacional de las especies más representativas, así como las posibles diferencias en dichos patrones entre los diferentes pisos bioclimáticos muestreados.
4. Conocer los agregados de especies de dípteros sarcosaprófagos típicos de los ecosistemas naturales del centro peninsular, determinando las especies más distintivas de cada tipo de agregado. Estudiar las posibles variaciones en la composición de dichos agregados en las diferentes estaciones del año.

Capítulo 2

Área de estudio.

Metodología

2.1 – DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

Realizar una descripción exhaustiva de una región como la Comunidad de Madrid resulta especialmente complicado. Situada aproximadamente en el centro de la Península Ibérica (ver figura 2.1) y de la Meseta Central, y limítrofe con cinco provincias (Guadalajara, Cuenca, Toledo, Ávila y Segovia), la Comunidad de Madrid forma parte de la cuenca hidrográfica del Tajo, río que discurre por la zona meridional de la región. Es una región con una extensión relativamente pequeña: 7762 kilómetros cuadrados (Izco, 1984), a pesar de lo cual es la provincia más poblada de España, con 6.271.638 habitantes (datos del Instituto Nacional de Estadística, 2009) concentrados en su inmensa mayoría en el área metropolitana. La creciente expansión de esta área metropolitana ha reducido la superficie ocupada por los ecosistemas naturales de la región, a pesar de lo cual sigue existiendo una amplia variedad, debido principalmente a la enorme diversidad geográfica y topográfica, así como a la gran heterogeneidad medioambiental del territorio, de modo que en ella podemos encontrar cuatro de los cinco pisos bioclimáticos reconocidos en la Península. Esta disparidad de variables ambientales y de ecosistemas naturales convierte a la Comunidad de Madrid en un territorio idóneo para estudios faunísticos como el que aquí se presenta.



Figura 2.1. Situación de la Comunidad de Madrid en el centro de la Península Ibérica.

2.1.1 – Variables topográficas y climáticas. Pisos bioclimáticos

La enorme diversidad geográfica de Madrid se traduce en unas diferencias de altitud muy acusadas a lo largo de todo su territorio. Las cotas más altas se alcanzan en la Sierra de Guadarrama, situada al noroeste de la Comunidad, siendo el pico más alto el de Peñalara (2430 metros). A partir de aquí, la altitud va descendiendo hacia el sur de la región, encontrando la cota más baja en los 434 metros de altura del valle del río Alberche (JIMÉNEZ-VALVERDE & LOBO, 2004), a su paso por Villa del Prado. Se origina por tanto entre ambos puntos, que distan entre sí poco más de 100 kilómetros, un desnivel de aproximadamente 2000 metros. Esta complejidad en el relieve convierte a la Comunidad de Madrid en una región de marcados contrastes ambientales.

La importancia de la altitud radica en que es el factor que mayor influencia tiene sobre el clima a nivel local, de modo que, a medida que aumenta la altitud, la temperatura media anual (termoclima) descende progresivamente, al mismo tiempo que se produce un aumento de la precipitación media anual (ombroclima). Como a

su vez es el clima el principal factor que determina la composición y estructura de la vegetación en una región, es posible reconocer una serie de pisos bioclimáticos, que no son más que cada uno de los tipos o espacios termoclimáticos que se suceden en un gradiente altitudinal o latitudinal, y que están caracterizados y delimitados no sólo por esas características climáticas concretas, sino también por aquellas formaciones vegetales correlacionadas con los intervalos termoclimáticos (RIVAS-MARTÍNEZ *et al.*, 1987).

Más de las tres cuartas partes de la superficie de la Península Ibérica y de las islas Baleares pertenecen a lo que en biogeografía se denomina región Mediterránea, diferenciada principalmente por el régimen de precipitaciones de la región Eurosiberiana (en la que se encuadra una pequeña franja del norte peninsular) y de la región Macaronésica, a la que pertenecen las islas Canarias. Se considera que el clima es de tipo mediterráneo cuando, coincidiendo con el verano o época cálida, existe un periodo de aridez superior a dos meses, mientras que se puede observar una época de lluvias, más o menos larga e intensa, entre el otoño y la primavera (DAGET, 1977; RIVAS-MARTÍNEZ *et al.*, 1987). Esta región Mediterránea presenta una enorme riqueza y diversidad de flora y vegetación, debido principalmente a su acusada orografía, a la variabilidad extremada del clima actual, a la diversidad de sustratos y suelos, a la antigüedad de buena parte de su flora y a la historia glacial del Pleistoceno (RIVAS-MARTÍNEZ, 1973).

Existe consenso en reconocer seis pisos bioclimáticos en la región Mediterránea: inframediterráneo, termomediterráneo, mesomediterráneo, supramediterráneo, oromediterráneo y crioromediterráneo. El piso inframediterráneo no ha sido delimitado en España, mientras que el piso termomediterráneo sí ha sido delimitado en España pero no en la Comunidad de Madrid. Los cuatro pisos bioclimáticos restantes pueden reconocerse en la Comunidad de Madrid, y aunque los bosques mediterráneos de la España central están dominados clara y mayoritariamente por la encina, *Quercus ilex* L. (MARAÑÓN *et al.*, 2004), pueden encontrarse distintas series de vegetación asociadas a ellos:

PISO MESOMEDITERRÁNEO – Es el de mayor extensión territorial de la Península Ibérica limitando habitualmente con los pisos termomediterráneo o supramediterráneo. La temperatura media anual oscila entre los 13°C y los 17°C, con heladas estadísticamente po-

sibles entre los meses de octubre y abril. En la Comunidad de Madrid también es el piso bioclimático más extendido (ver figura 2.2), siendo la serie de vegetación más frecuente la de la encina rotundifolia o carrasca (*Quercus ilex* L. subsp. *ballota* (Desf.)). Los encinares mesomediterráneos se caracterizan por presentar un ombroclima de tipo seco, unos suelos ricos en carbonato cálcico y un sotobosque arbustivo en general no muy denso. A pesar del evidente dominio de la encina, los bosques mesomediterráneos de la Comunidad de Madrid pueden albergar también otras especies arbóreas (enebros, quejigos, alcornoques, etc.). (RIVAS-MARTÍNEZ *et al.*, 1987).

PISO SUPRAMEDITERRÁNEO – Se halla muy extendido en la Península Ibérica, aunque en mucha menor proporción que el piso mesomediterráneo, característica que se acentúa en el territorio de la Comunidad de Madrid (ver figura 2.2). Los inviernos son particularmente largos y fríos en estas áreas, presentando una temperatura media anual que oscila entre los 8°C y los 13°C, y heladas estadísticamente posibles entre los meses de septiembre y junio. En la Comunidad de Madrid, las series de vegetación más frecuentes en este tipo de piso son la del roble melojo (*Quercus pirenaica* Willd.) y la de la encina rotundifolia o carrasca (*Quercus ilex ballota*). El estrato arbustivo suele estar representado mayoritariamente por retamas, piornos, brezos y jaras (RIVAS-MARTÍNEZ *et al.*, 1987).

PISO OROMEDITERRÁNEO – Existe sólo en las montañas más elevadas de la Península Ibérica, con un límite inferior altitudinal que oscila entre los 1600 y los 2000 metros. En la Comunidad de Madrid se halla únicamente las zonas más altas de la Sierra de Guadarrama (FERNÁNDEZ-GONZÁLEZ, 1991) (ver figura 2.2). Los valores de temperatura media anual varían entre los 4°C y los 8°C, pudiendo existir heladas en los doce meses del año. El estrato arborescente no llega a ser, por lo general, muy denso en estos territorios, por lo que los bosques no suelen ser sombríos. Los árboles dominantes son coníferas, encontrando principalmente pinares de *Pinus sylvestris* L. bien desarrollados en la Comunidad de Madrid. El estrato arbustivo suele ser bastante denso, dominado frecuentemente por sabinas, piornos y enebros (RIVAS-MARTÍNEZ *et al.*, 1987). Las series de vegetación oromediterráneas tienen un carácter relicto, habiendo tenido una mayor extensión en los periodos de glaciación (RIVAS-MARTÍNEZ *et al.*, 1987; WILLIS *et al.*, 1998).

PISO CROROMEDITERRÁNEO – Su carácter relicto es aún más

acusado que en el caso del piso oromediterráneo, y en la Comunidad de Madrid se encuentra reducido a pequeñas áreas de la Sierra de Guadarrama, en los picos más altos del Puerto de Navafría, Peñalara, Guarramilla, Cabezas de Hierro y la Maliciosa (ver figura 2.2), siempre en alturas superiores a los 2200 metros (RIVAS-MARTÍNEZ, 1982). La temperatura media anual en estos territorios no supera los 4°C, con alta probabilidad de heladas en los doce meses del año. El ombroclima, además, es húmedo o hiperhúmedo, por lo que en las series de vegetación crioromediterráneas no se desarrolla ningún árbol, alternándose los pastizales psicroxerófilos con los céspedes de los suelos hidromorfos (RIVAS-MARTÍNEZ *et al.*, 1987).

2.1.2 – Variables edáficas

Aunque es el clima (y por tanto también la altitud) de una región el factor que condiciona en mayor medida la composición y estructura de la vegetación de la zona, existen también otros factores que determinan la presencia de la vegetación. Uno de los más importantes es el tipo de suelo, y de nuevo nos encontramos con que la Comunidad de Madrid presenta una enorme variedad edáfica, asociada a la gran complejidad de su relieve, que en esta región está definido por tres grandes unidades (OÑATE CID, 2002).

La primera unidad de relieve estaría formada por las sierras, concretamente la zona más occidental de la sierra de Ayllón, la zona más oriental de la sierra de Gredos, y la totalidad de la sierra de Guadarrama. Es en estos puntos donde se alcanzan las zonas más altas y donde pueden reconocerse los pisos crioromediterráneo, oromediterráneo y supramediterráneo. (ver apartado 2.1.1). Las rocas dominantes son el granito y el gneis, excepto en la sierra de Ayllón, donde lo son las cuarcitas y la pizarra.

La segunda unidad de relieve está constituida por la llamada llanura de transición o piedemonte, y se extiende, a modo de franja paralela a la sierra, desde la confluencia de los ríos Jarama y Lozoya, al norte de la región, hasta el suroeste. Pertenecen mayoritariamente al piso mesomediterráneo, y se diferencia de las otras dos unidades de relieve en la litología de su terreno, compuesto fundamentalmente por arenas, margas, arcillas y otros materiales detríticos.

Por último, la tercera unidad de relieve está formada por las

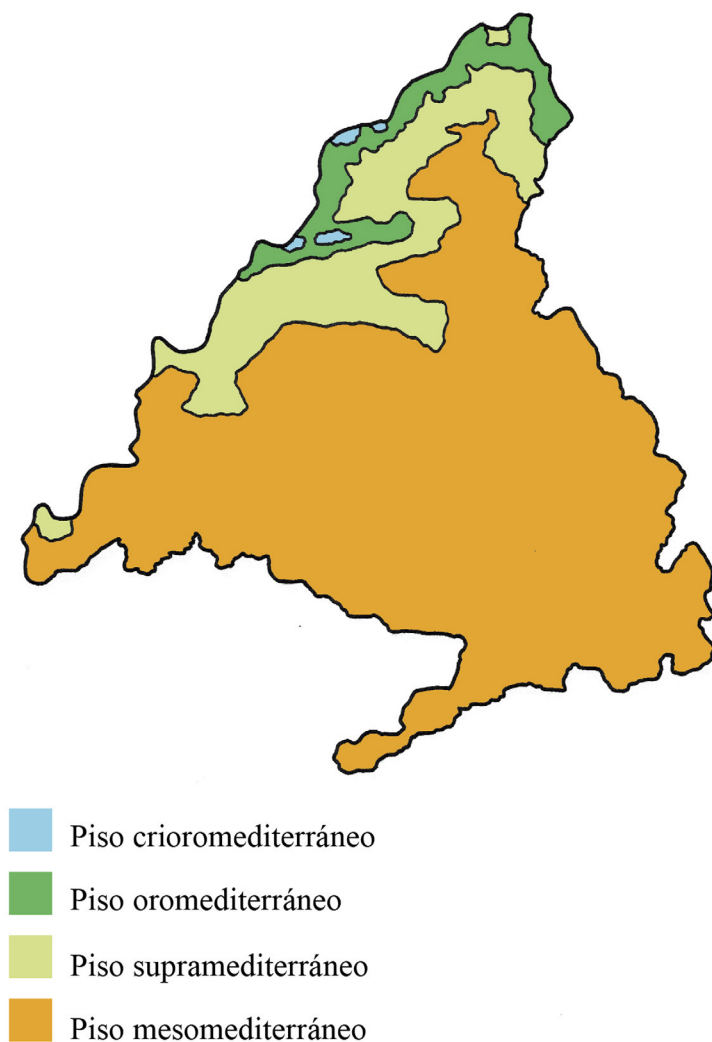


Figura 2.2. Pisos bioclimáticos reconocibles en la Comunidad de Madrid.

vegas correspondientes a los valles fluviales del Tajo y sus afluentes y a los páramos y relieves asociados del sureste de la Comunidad de Madrid. Pertenece al piso mesomediterráneo, y es aquí donde se alcanzan las altitudes mínimas de la región. En cuanto a la litología del terreno, las vegas están configuradas mayoritariamente por arenas, gravas y limos, mientras que los páramos lo están por calizas, yesos, arcillas y margas.

De este modo, y tomando como referencia las delimitaciones marcadas por RIVAS-MARTÍNEZ (1982), podrían delimitarse a grandes rasgos cuatro tipos de suelo en la Comunidad de Madrid: suelos calizos, suelos yesíferos, suelos detríticos o arenosos y suelos graníticos; si bien esta delimitación no es absoluta, coincidiendo en muchos terrenos varios materiales de distinta naturaleza geológica.

2.1.3 - Variables de uso del territorio

Junto a la importancia que tienen los factores topográficos, climáticos y edáficos como determinantes de la composición y estructura de la vegetación en cualquier territorio, es conveniente destacar también el peso de los factores antrópicos. Es evidente que los distintos usos de un territorio por parte del hombre alteran los ecosistemas naturales que existen en el mismo, afectando y modificando la estructura de la vegetación.

En el caso de la Comunidad de Madrid, el enorme desarrollo urbanístico e industrial (el sector de la construcción y de industria suponen aproximadamente el 11% y el 14% del PIB de la región, datos del Instituto Nacional de Estadística, 2009) y, en menor medida, el aprovechamiento agrícola y ganadero del territorio (apenas el 0.2% del PIB de la región), además de la construcción de diversas infraestructuras como embalses o carreteras, ha condicionado en gran medida el paisaje vegetal de la región, reduciendo en muchos casos la superficie de los bosques de formaciones vegetales naturales a pequeños “islotes” dispersos por todo su territorio. De hecho, a pesar de la superficie relativamente reducida que ocupa el sector agrícola y ganadero en la Comunidad de Madrid, la gran heterogeneidad geográfica y ambiental de la región ha hecho posible la existencia de viñedos, olivares, cultivos hortofrutícolas de regadío y cultivos herbáceos de secano junto a pastos y bosques (OÑATE CID, 2002). Esta fragmentación de los ecosistemas naturales de una región tiene un efecto directo no sólo en la vegetación, sino también en la fauna que los habita, incluida la entomofauna necrófaga que nos ocupa (GIBBS & STANTON, 2001; TRUMBO & BLOCH, 2000).

2.2 – METODOLOGÍA

2.2.1 – Diseño de muestreo. Selección de localidades

Una vez señaladas las variables que mayor influencia tienen en el tipo y desarrollo de las formaciones vegetales de una región, se procedió a diseñar una red de puntos de muestreo que tuviera en cuenta la variabilidad de vegetación en la Comunidad de Madrid y la diversidad de factores que la condicionan, y que por extensión podrían influir en la distribución de los dípteros necrófagos.

Con el fin de cubrir la mayor variabilidad posible de factores ambientales y de ecosistemas naturales presentes en la Comunidad de Madrid, se optó por diseñar un plan de muestreo estratificado atendiendo en primer lugar a los distintos pisos bioclimáticos existentes (como indicadores de los factores topográficos y climáticos), en segundo lugar a los tipos de formaciones vegetales predominantes en la región y en tercer lugar a la litología del terreno (como indicadora de los factores edáficos) (ver figura 2.3).

Teniendo claros los factores en base a los cuales se diseñaría el plan de muestreo, se procedió a delimitar las zonas útiles para el estudio, tomando como punto de partida el mapa de las series de vegetación de Madrid de RIVAS-MARTÍNEZ (1982), en el que se reconocen 14 series de vegetación, 11 de ellas climatófilas (caracterizadas por los factores topográficos y climáticos) y 3 edafófilas (caracterizadas por factores edáficos). Sin embargo, la mitad de estas series de vegetación tienen una presencia casi nula en la Comunidad de Madrid, bien porque su extensión se ha visto enormemente reducida como consecuencia de los factores antrópicos y los distintos usos del territorio por parte del hombre, o bien debido a su carácter relictos, como ya había sido apuntado con anterioridad para la única serie de vegetación perteneciente al piso bioclimático crioromediterráneo en esta región (ver apartado 2.1.1). Esto no sólo dificulta en gran medida la selección y el acceso a estos territorios, sino que además imposibilita la realización de réplicas de estas localidades de muestreo. Por este motivo, el diseño de muestreo se centró exclusivamente en las siete formaciones vegetales más ampliamente representadas en el territorio de la Comunidad de Madrid (ver figura 2.3):

- Encinares (*Quercus ilex ballota*) mesomediterráneos sobre suelos calcáreos (suelos básicos).

- Encinares mesomediterráneos sobre suelos yesíferos (suelos básicos).
- Encinares mesomediterráneos sobre suelos detríticos (suelos ácidos).
- Encinares mesomediterráneos sobre suelos graníticos (suelos ácidos).
- Encinares supramediterráneos sobre suelos graníticos (suelos ácidos).
- Robledales (*Quercus pyrenaica*) supramediterráneos sobre suelos graníticos (suelos ácidos).
- Pinares (*Pinus sylvestris*) oromediterráneos sobre suelos graníticos (suelos ácidos).

Para cubrir la variabilidad geográfica de cada una de estas formaciones vegetales, se optó por realizar tres réplicas, seleccionando por tanto tres estaciones de muestreo para cada una de ellas. Con las zonas presumiblemente válidas para el muestreo marcadas sobre el plano, se procedió a hacer una selección de las localidades de muestreo sobre el terreno, optando por aquellos puntos suficientemente alejados entre sí, pero también lo suficientemente alejados de zonas urbanas y de carreteras y caminos, buscando así no sólo auténticos ecosistemas naturales sino también evitar posibles robos o daños sobre las trampas cebadas necesarias para la toma de muestras.

Del mismo modo, para controlar el efecto de la heterogeneidad en la cobertura vegetal, en cada estación de muestreo se realizaron a su vez otras tres réplicas. Para ello, se escogieron además puntos en los que hubiera una clara distinción entre zona boscosa (zona de sombra), zona arbustiva y zona de pradera (zona expuesta directamente a la luz solar), con el objetivo de colocar cada una de las tres trampas cebadas para insectos necrófagos en cada una de las zonas, y así cubrir el posible efecto que el grado de cobertura vegetal pudiera tener sobre la distribución espacial de los dípteros necrófagos. Este factor (grado de cobertura vegetal) supuso por tanto el último estrato en el diseño de muestreo (ver figura 2.3), y para su correcta medida las tres trampas se colocaron separadas entre sí por una distancia de aproximadamente diez metros. Esa distancia entre trampas parece ser la adecuada para revelar si existen diferencias a escala microgeográfica.

fica (MACLEOD & DONNELLY, 1962).

Por tanto, se seleccionaron 21 estaciones de muestreo (tres réplicas para cada una de las siete formaciones vegetales consideradas), en cada una de las cuales se colocarían tres trampas (en zona boscosa, en zona de matorral y en zona abierta), teniendo por tanto un total de 63 trampas cebadas para la captura de insectos necrófagos. A continuación se describen las 21 localidades (ver figura 2.4), para las que se solicitaron los permisos de muestreo pertinentes, con sus coordenadas UTM y sus datos climáticos, obtenidos de NINYEROLA *et al.* (2005):

MEc1 (ENCINAR MESOMEDITERRÁNEO SOBRE SUELOS CALIZOS 1). UTM: 486340, 4472921. Altitud: 762.8 m. Municipio: Pezuela de las Torres. Encinar con estrato arbustivo compuesto principalmente por retamas (*Retama sphaerocarpa* L.), romero (*Rosmarinus officinalis* L.) y tomillo (*Thymus vulgaris* L.), y con alta densidad de gramíneas como berceos (*Stipa gigantea* L.) y esparto (*Stipa tenacissima* L.). Precipitación anual: 404 mm. Temperatura media anual: 13°C. Temperatura mínima anual: 6°C. Temperatura máxima anual: 20°C.

MEc2 (ENCINAR MESOMEDITERRÁNEO SOBRE SUELOS CALIZOS 2). UTM: 485437, 4467550. Altitud: 805.3 m. Municipio: Olmeda de las Fuentes. Encinar con estrato arbustivo compuesto principalmente por retamas, romero y tomillo, y con presencia de gramíneas, fundamentalmente berceos. Precipitación anual: 467 mm. Temperatura media anual: 13°C. Temperatura mínima anual: 6°C. Temperatura máxima anual: 20°C.

MEc3 (ENCINAR MESOMEDITERRÁNEO SOBRE SUELOS CALIZOS 3). UTM: 480996, 4460577. Altitud: 792.4 m. Municipio: Orusco de Tajuña. Encinar con abundante estrato arbustivo compuesto principalmente por retamas, romero y tomillo, y con presencia de gramíneas como berceos y esparto. Precipitación anual: 446 mm. Temperatura media anual: 13°C. Temperatura mínima anual: 7°C. Temperatura máxima anual: 20°C.

MEy1 (ENCINAR MESOMEDITERRÁNEO SOBRE SUELOS YESÍFEROS 1). UTM: 480896, 4461005. Altitud: 725 m. Municipio: Valdaracete. Encinar con escaso estrato arbustivo compuesto principalmente por romero y tomillo, y con alta densidad de gramíneas, principalmente esparto. Precipitación anual: 468 mm. Temperatura media anual:

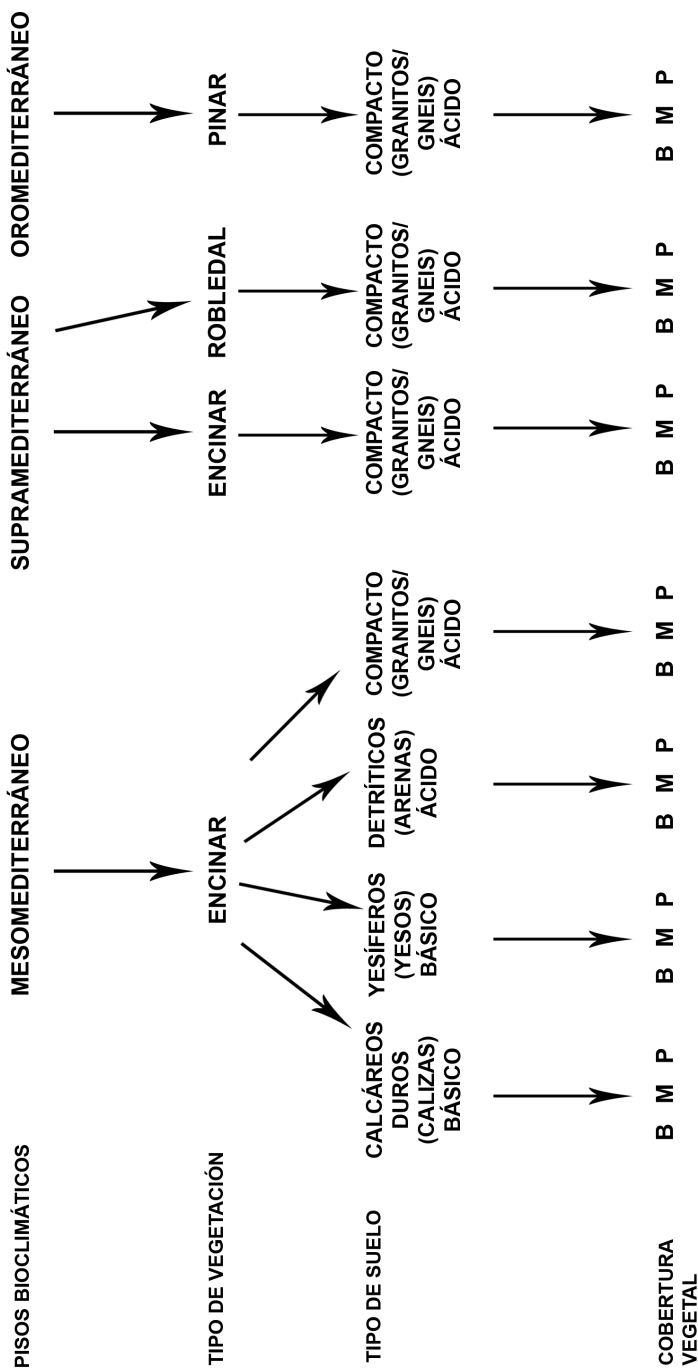


Figura 2.3. Esquema del diseño de muestreo estratificado utilizado en el presente estudio. B: zona boscosa; M: zona de matorral; P: zona de pradera.

14°C. Temperatura mínima anual: 7°C. Temperatura máxima anual: 20°C.

MEy2 (ENCINAR MESOMEDITERRÁNEO SOBRE SUELOS YESÍFEROS 2). UTM: 468149, 4443709. Altitud: 722.8 m. Municipio: Valdelaguna. Encinar con abundante estrato arbustivo compuesto principalmente por retamas, romero y tomillo, y con alta densidad de gramíneas, principalmente esparto. Precipitación anual: 454 mm. Temperatura media anual: 14°C. Temperatura mínima anual: 7°C. Temperatura máxima anual: 20°C.

MEy3 (ENCINAR MESOMEDITERRÁNEO SOBRE SUELOS YESÍFEROS 3). UTM: 456182, 4453188. Altitud: 600.6 m. Municipio: San Martín de la Vega. Encinar denso con abundante estrato arbustivo compuesto mayoritariamente por retamas, con presencia también de abundantes arbustos de romero y tomillo. Precipitación anual: 443 mm. Temperatura media anual: 14°C. Temperatura mínima anual: 8°C. Temperatura máxima anual: 21°C.

MEa1 (ENCINAR MESOMEDITERRÁNEO SOBRE SUELOS ARENOSOS 1). UTM: 419855, 4473962. Altitud: 602.7 m. Municipio: Villaviciosa de Odón. Encinar con estrato arbustivo compuesto principalmente por retamas, romero y tomillo, y con alta densidad de gramíneas, principalmente berceos y esparto. Precipitación anual: 537 mm. Temperatura media anual: 14°C. Temperatura mínima anual: 8°C. Temperatura máxima anual: 21°C.

MEa2 (ENCINAR MESOMEDITERRÁNEO SOBRE SUELOS ARENOSOS 2). UTM: 406526, 4467450. Altitud: 594.9 m. Municipio: Villanueva de Perales. Encinar denso con alta densidad de retamas, con presencia también de romero, tomillo, berceos y esparto. Precipitación anual: 559 mm. Temperatura media anual: 15°C. Temperatura mínima anual: 9°C. Temperatura máxima anual: 21°C.

MEa3 (ENCINAR MESOMEDITERRÁNEO SOBRE SUELOS ARENOSOS 3). UTM: 404260, 4464245. Altitud: 599.6 m. Municipio: Villamanta. Encinar con elevada densidad de retamas, con presencia también de romero, tomillo una alta proporción de gramíneas. Precipitación anual: 528 mm. Temperatura media anual: 15°C. Temperatura mínima anual: 9°C. Temperatura máxima anual: 21°C.

MEg1 (ENCINAR MESOMEDITERRÁNEO SOBRE SUELOS GRANÍTICOS 1). UTM: 386567, 4459281. Altitud: 603.8 m. Municipio: Villa del Pra-

do. Encinar con elevada densidad de retamas, con escasa proporción de otras especies arbustivas. Precipitación anual: 589 mm. Temperatura media anual: 15°C. Temperatura mínima anual: 9°C. Temperatura máxima anual: 21°C.

MEg2 (ENCINAR MESOMEDITERRÁNEO SOBRE SUELOS GRANÍTICOS 2). UTM: 397145, 4465864. Altitud: 544 m. Municipio: Chapinería. Encinar con estrato arbustivo compuesto principalmente por retamas, romero y tomillo. Precipitación anual: 573 mm. Temperatura media anual: 16°C. Temperatura mínima anual: 11°C. Temperatura máxima anual: 21°C.

MEg3 (ENCINAR MESOMEDITERRÁNEO SOBRE SUELOS GRANÍTICOS 3). UTM: 399023, 4482478. Altitud: 978.8 m. Municipio: Fresnedillas de la Oliva. Encinar con estrato arbustivo compuesto principalmente por retamas, romero y tomillo. Precipitación anual: 661 mm. Temperatura media anual: 12°C. Temperatura mínima anual: 6°C. Temperatura máxima anual: 18°C.

SEg1 (ENCINAR SUPRAMEDITERRÁNEO SOBRE SUELOS GRANÍTICOS 1). UTM: 452686, 4529060. Altitud: 910 m. Municipio: Puentes Viejas. Encinar con estrato arbustivo compuesto principalmente por retamas y piornos (*Genista florida* L.). Precipitación anual: 910 mm. Temperatura media anual: 12°C. Temperatura mínima anual: 6°C. Temperatura máxima anual: 18°C.

SEg2 (ENCINAR SUPRAMEDITERRÁNEO SOBRE SUELOS GRANÍTICOS 2). UTM: 436780, 4533579. Altitud: 1279 m. Municipio: Lozoya. Encinar con estrato arbustivo compuesto principalmente por retamas, piornos, jaras pringosas (*Cistus ladanifer* L.) y cantuesos (*Lavandula pedunculata* L.), con elevada densidad de berceos. Precipitación anual: 652 mm. Temperatura media anual: 11°C. Temperatura mínima anual: 5°C. Temperatura máxima anual: 17°C.

SEg3 (ENCINAR SUPRAMEDITERRÁNEO SOBRE SUELOS GRANÍTICOS 3). UTM: 424771, 4497334. Altitud: 964.8 m. Municipio: Hoyo de Manzanares. Encinar con elevada densidad de arbustos de jara pringosa y con abundantes berceos. Precipitación anual: 677 mm. Temperatura media anual: 12°C. Temperatura mínima anual: 6°C. Temperatura máxima anual: 18°C.

SRg1 (ROBLEDAL SUPRAMEDITERRÁNEO SOBRE SUELOS GRANÍTICOS 1). UTM: 436732, 453732. Altitud: 1366 m. Municipio: Lozoya. Ro-

bledal con estrato arbustivo compuesto mayoritariamente por pior-nos. Precipitación anual: 696 mm. Temperatura media anual: 10°C. Temperatura mínima anual: 4°C. Temperatura máxima anual: 16°C.

SRg2 (ROBLEDAL SUPRAMEDITERRÁNEO SOBRE SUELOS GRANÍTICOS 2). UTM: 428653, 4525428. Altitud: 1410 m. Municipio: Rascafría. Robledal con estrato arbustivo compuesto mayoritariamente por pior-nos, con presencia de abundantes cantuesos. Precipitación anual: 776 mm. Temperatura media anual: 9°C. Temperatura mínima anual: 3°C. Temperatura máxima anual: 15°C.

SRg3 (ROBLEDAL SUPRAMEDITERRÁNEO SOBRE SUELOS GRANÍTICOS 3). UTM: 399940, 4481102. Altitud: 1071 m. Municipio: El Escorial. Robledal con estrato arbustivo compuesto mayoritariamente por piornos, con presencia de abundantes berceos. Precipitación anual: 863 mm. Temperatura media anual: 12°C. Temperatura mínima anual: 6°C. Temperatura máxima anual: 18°C.

OPg1 (PINAR OROMEDITERRÁNEO SOBRE SUELOS GRANÍTICOS 1). UTM: 431060, 4536202. Altitud: 1723 m. Municipio: Lozoya. Pinar con estrato arbustivo compuesto mayoritariamente por piornos. Precipitación anual: 791 mm. Temperatura media anual: 8°C. Temperatura mínima anual: 2°C. Temperatura máxima anual: 14°C.

OPg2 (PINAR OROMEDITERRÁNEO SOBRE SUELOS GRANÍTICOS 2). UTM: 419976, 4519462. Altitud: 1841 m. Municipio: Navacerrada. Pinar con estrato arbustivo compuesto mayoritariamente por piornos. Precipitación anual: 968 mm. Temperatura media anual: 8°C. Temperatura mínima anual: 2°C. Temperatura máxima anual: 13°C.

OPg3 (PINAR OROMEDITERRÁNEO SOBRE SUELOS GRANÍTICOS 3). UTM: 403507, 4506344. Altitud: 1619 m. Municipio: Collado de la Mina. Pinar con estrato arbustivo compuesto mayoritariamente por piornos. Precipitación anual: 752 mm. Temperatura media anual: 8°C. Temperatura mínima anual: 2°C. Temperatura máxima anual: 14°C.

2.2.2 – Validez de la selección de localidades

Como ya se ha explicado, la selección de las localidades de muestreo se basó en un diseño estratificado que simplifica considerablemente tanto el proceso de elección de dichas localidades como el posterior

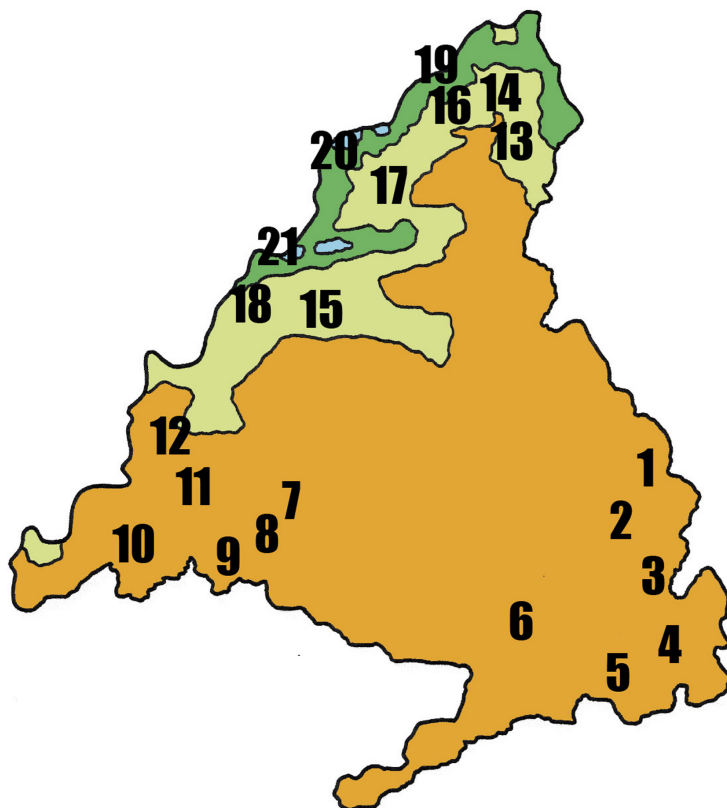


Figura 2.4. Localidades de muestreo seleccionadas en el presente estudio. Los colores del mapa se corresponden con los pisos bioclimáticos reconocidos (ver figura 2.2). 1: localidad MEc1; 2: localidad MEc2; 3: localidad MEc3; 4: localidad MEy1; 5: localidad MEy2; 6: localidad MEy3; 7: localidad MEa1; 8: localidad MEa2; 9: localidad MEa3; 10: localidad MEg1; 11: localidad MEg2; 12: localidad MEg3; 13: localidad SEg1; 14: localidad SEg2; 15: localidad SEg3; 16: localidad SRg1; 17: localidad SRg2; 18: localidad SRg3; 19: localidad OPg1; 20: localidad OPg2; 21: localidad OPg3. Los datos de cada localidad se ofrecen en el apartado 2.2.1.

análisis de los datos. Sin embargo, para asegurar que la elección de los puntos de muestreo mediante este procedimiento se correspondía con localidades ambientalmente homogéneas y por tanto comparables entre sí, se optó por realizar otro tipo de análisis más fino con la finalidad de determinar la validez de las localidades seleccionadas. Para ello se procedió del siguiente modo: tomando cada punto de muestreo como el centro de un cuadrado de una superficie de 4.5 Ha

(aproximadamente un cuadrado de 670 m de lado, por ser esta la superficie mínima que permite realizar un análisis del territorio con las herramientas empleadas), se midieron una serie de variables dentro de ese cuadrado que permitieran establecer con más precisión las características ambientales de cada punto seleccionado. Estas variables se agruparon en diferentes categorías y se obtuvieron con diferentes procedimientos:

- Variables climáticas. Obtenidas a partir de los datos disponibles en el “Atlas climático digital de la Península Ibérica” (NINYEROLA *et al.*, 2005). Se trata de un conjunto de mapas climáticos digitales de temperatura media del aire (mínimas, medias y máximas), precipitación y radiación solar. Con estos mapas es posible saber, para cada 200 m sobre todo el territorio de la Península Ibérica, cuál es la temperatura media de las máximas, la precipitación o cualquiera de las variables antes mencionadas desde una óptica climática, es decir, el valor basado en la media de todos los años de los cuales se tienen datos. Además, estos valores se pueden consultar para el total del año (media en el caso de las temperaturas y radiación solar o acumulada en el caso de la precipitación) o bien para cualquier mes en concreto.
- Variables topográficas. Obtenidas a partir de la utilidad “Análisis del relieve” disponible en el portal IDEE (dirección web: http://www.idee.es/show.do?to=pideep_app_altitudes. ES). Se trata de una herramienta que nos ofrece la posibilidad de consultar los modelos digitales del terreno a escala 1:200.000 y 1:25.000 y obtener los valores máximos, mínimos y medios tanto de las altitudes como de las pendientes de la zona visible. En este caso, del cuadrado de 4.5 Ha, cuyo centro es la localidad seleccionada.
- Variables litológicas. En este caso, puesto que no se disponía de ninguna herramienta informática que permitiera calcular la superficie ocupada por cada tipo de suelo, se ha utilizado un método más tradicional, pero que en opinión de algunos autores proporciona una precisión aceptable (ver por ejemplo JONCKHEERE *et al.*, 2004 para un ejemplo aplicado al cálculo de la superficie foliar). A partir de hojas del Mapa Geológico de España a escala 1:50.000 se ha calculado la superficie de cada tipo de suelo con el empleo de papel milimetrado. Por

otro lado, sobre una hoja de papel transparente se dibuja el perímetro del área que se desea medir. Este papel transparente con el dibujo del perímetro se coloca sobre una hoja de papel cuadriculado y se cuentan los cuadros grandes (5 X 5 mm) que quedan completamente dentro del perímetro del área a medir. Después se realiza el conteo de los cuadros que quedan parcialmente sobre el perímetro y los resultantes que quedaron sobre el perímetro. Se calcula el área del terreno que representa un cuadrado de acuerdo con la escala y, finalmente, se multiplica el valor de un cuadro por el número total de cuadros.

- Variables de uso del territorio. Obtenidas a partir de la Aplicación Corine, disponible en el portal IDEE (dirección web: http://www.idee.es/show.do?to=pideep_app_corine.ES). Se trata de una aplicación que permite obtener información sobre usos del suelo en España, partiendo de servicios creados con los datos del proyecto Corine Land Cover (años 1990 y 2000). Los datos del Corine Land Cover, se encuentran disponibles a tres niveles de detalle sobre un mapa topográfico. En este caso se han utilizado los datos del año 2000 en el nivel 5, que contiene 85 clases diferentes de usos del territorio.

Tanto con las variables litológicas como con las relativas al uso del territorio, lo que se ha medido es la superficie que ocupa cada clase dentro del cuadrado de 4.5 Ha para, posteriormente, calcular el porcentaje con el que cada una contribuye al conjunto del área estudiada. Todos los valores así obtenidos para cada localidad pueden encontrarse en la Tabla 2.1. Con estos valores se elaboró una matriz de datos, a partir de la cual se construyó un dendrograma de similitud cuantitativa entre las 21 localidades previamente seleccionadas (Fig. 2.5), mediante el método del vecino más lejano y utilizando como medida de similitud la distancia euclídea al cuadrado con el programa Statgraphics Plus 5.1 (Statistical Graphics Corp. 1994-2000).

Los resultados obtenidos no dejan lugar a dudas. Tal y como puede observarse en la figura 2.5, las tres localidades seleccionadas para representar a cada uno de los 7 tipos de hábitats reconocidos aparecen estrechamente relacionadas entre sí. Por otra parte, también resulta destacable el hecho de que los 7 hábitats naturales considerados en este trabajo se agrupen a su vez en tres grandes zonas: Encinares mesomediterráneos de suelos básicos; encinares mesomediterrá-

	MEc1	MEc2	MEc3	MEy1	MEy2	MEy3	MEa1	MEa2	MEa3	MEg1	MEg2	MEg3	SEg1	SEg2	SEg3	SRg1	SRg2	SRg3	OPg1	OPg2	OPg3
VA- RIA- BLES																					
Climáticas																					
Pre- cipi- tación anual	404	467	446	468	454	443	537	559	528	589	573	661	550	652	677	696	776	863	791	968	752
Tª mín. anual	6	6	7	7	7	8	8	9	9	9	11	6	6	5	6	4	3	6	2	2	2
Tª media anual	13	13	13	14	14	14	14	15	15	15	16	12	12	11	12	10	9	12	8	8	8
Tª máx. anual	20	20	20	20	20	21	21	21	21	21	21	18	18	17	18	16	15	18	14	13	14
Ra- dia- ción	1932	2035	2034	2047	2036	2036	2035	2033	2049	2033	2080	2102	2063	2150	2098	2124	1934	1897	2185	2192	1993
Topográficas																					
Alti- tud media	762.8	805.3	792.4	725	722.8	600.6	602.7	594.9	599.6	603.8	544	978.8	910	1279	964.8	1366	1410	1071	1723	1814	1619

Tabla 2.1. Variables climáticas, topográficas, litológicas y de uso del territorio para cada una de las localidades de muestreo. Las abreviaturas para las localidades se corresponden con el código utilizado en este capítulo.

	MEc1	MEc2	MEc3	MEy1	MEy2	MEy3	MEa1	MEa2	MEa3	MEg1	MEg2	MEg3	SEg1	SEg2	SEg3	SRg1	SRg2	SRg3	OPg1	OPg2	OPg3
Alti- tud mini- ma	689	800	720	710	702	600	599	575	593	588	500	914	900	1131	898	1232	1225	985	1495	1641	1376
Alti- tud máxi- ma	840	810	806	743	745	609	615	600	600	652	596	1014	930	1424	1012	1531	1579	1282	1917	2074	1812
Pen- dien- te media	12.92	0.71	4.19	1.94	2.17	0.26	1.25	1.1	0.23	2.58	5.3	5.96	2.31	18.57	6.73	19.58	22.49	17.07	26.07	22.78	25.87
Pen- dien- te mini- ma	0.18	0.2	0	1.31	1.29	0	0	0	0	0	0.44	0.28	0	4.29	1.23	4.03	0.53	1.74	2.83	9.1	1.06
Pen- dien- te máxi- ma	26.89	1.35	20.44	2.69	3.01	2.3	4.82	3.19	1.94	10.08	8.02	16.36	4.83	37.53	11.83	33.75	37.31	49.98	48.67	42.58	52.85
Litológicas (%)																					
Cali- zas varias	44.16	97.73	82.76	68.18	74.27	24.81	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Tabla 2.1. (Continuación) Variables climáticas, topográficas, litológicas y de uso del territorio para cada una de las localidades de muestreo. Las abreviaturas para las localidades se corresponden con el código utilizado en este capítulo. Las abreviaturas para las variables del territorio se especifican en la página 53.

	MEc1	MEc2	MEc3	MEy1	MEy2	MEy3	MEa1	MEa2	MEa3	MEg1	MEg2	MEg3	SEg1	SEg2	SEg3	SRg1	SRg2	SRg3	OPg1	OPg2	OPg3
Con- glo- mera- dos	13.63	2.27	10.42	15.91	5.57	33.52	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Li- mos, are- nas y gra- vas	42.21	0	3.41	0	0	1.89	9.28	1.14	0	0	3.2	0	0	0	0	9.99	0	0	0	21.22	0
Yesos varios	0	0	3.41	15.91	20.16	39.78	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Arco- sas	0	0	0	0	0	0	90.72	98.86	100	15.91	34.66	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Gra- nitos diver- sos	0	0	0	0	0	0	0	0	0	21.02	50.97	100	74.43	0	100	0	0	72.92	0	0	100
Gneis y es- quis- tos	0	0	0	0	0	0	0	0	0	63.07	11.17	0	25.57	96.4	0	90.01	93.18	27.08	100	78.78	0
Are- niscas	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3.6	0	0	6.82	0	0	0	0

Tabla 2.1. *(Continuación)* Variables climáticas, topográficas, litológicas y de uso del territorio para cada una de las localidades de muestreo. Las abreviaturas para las localidades se corresponden con el código utilizado en este capítulo. Las abreviaturas para las variables del territorio se especifican en la página 53.

	MEc1	MEc2	MEc3	MEy1	MEy2	MEy3	MEa1	MEa2	MEa3	MEg1	MEg2	MEg3	SEg1	SEg2	SEg3	SRg1	SRg2	SRg3	OPg1	OPg2	OPg3
Uso del territorio (%)																					
<i>Zonas agri-colas</i>																					
SE-CANO	35.3	31.3	1.1	18.4	3.3	7.2	23.7	28.3	0	0	13.6	7.8	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MOS-SFC	0	14.5	2.5	19.5	0	0	0	0	0	0	0.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MO-SPRAD	0	0	4.4	34.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MOS-MIX	0	0	0	15.3	64.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
HER-BREG	0	0	13.6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
OLI-VAR	0	0	5.2	0	0	28.4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sistemas agro-forestales</i>																					
AGR-DEHE	0	0	0	0	0	0	29.3	4.3	43.9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PAST-DEHE	0	0	0	0	0	0	6.3	44.9	6.8	0	0	0	0	0	0	0	0	1.3	0	0	0

Tabla 2.1. *(Continuación)* Variables climáticas, topográficas, litológicas y de uso del territorio para cada una de las localidades de muestreo. Las abreviaturas para las localidades se corresponden con el código utilizado en este capítulo. Las abreviaturas para las variables del territorio se especifican en la página 53.

	MEc1	MEc2	MEc3	MEy1	MEy2	MEy3	MEa1	MEa2	MEa3	MEg1	MEg2	MEg3	SEg1	SEg2	SEg3	SRg1	SRg2	SRg3	OPg1	OPg2	OPg3
<i>Pas-</i>																					
<i>tizales</i>																					
<i>PAS-</i>	0	0	0	3.2	0	0	0	10	0	0	2.4	65.9	35.6	58.1	9	0	0	0	0	0	0
<i>TIZ</i>																					
<i>Ma-</i>																					
<i>tor-</i>																					
<i>rales</i>																					
<i>MAT-</i>	52.2	0	27.3	9.1	21.5	64.4	0	0	0	0	57.1	0	0	4.7	0	0	8.2	0	1.9	22.1	0
<i>SUB</i>																					
<i>MAT-</i>	3.2	0	0	0	0	0	0	0	0	7.2	21.6	0	7	0	0	6.3	0	0.6	6.6	0	37.3
<i>CON</i>																					
<i>MAT-</i>	2.8	18.2	0	0	0	0	27.5	0	0	15.4	0	0	0	8.9	52.6	27.9	43.7	47	0	0	0
<i>FRO-</i>																					
<i>ND</i>																					
<i>MAT-</i>	0	0	21.2	0	0	0	0	0	49.3	0	0	0	0	22.3	0	5.3	0	0	0	0	0
<i>MIX</i>																					
<i>MAT-</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	64.6	0	26.3	3.5	0	0	0	0	8.1	0.7	0	14.4
<i>TOR-</i>																					
<i>RAL</i>																					
<i>Bos-</i>																					
<i>ques</i>																					
<i>CO-</i>	5.2	0	9.7	0	0	0	0	0	0	2.5	0	0	0	0	0	7.6	5.8	0	83.1	77.9	48.3
<i>NI-</i>																					
<i>FER</i>																					

Tabla 2.1. *(Continuación)* Variables climáticas, topográficas, litológicas y de uso del territorio para cada una de las localidades de muestreo. Las abreviaturas para las localidades se corresponden con el código utilizado en este capítulo. Las abreviaturas para las variables del territorio se especifican en la página 53.

	MEc1	MEc2	MEc3	MEy1	MEy2	MEy3	MEa1	MEa2	MEa3	MEg1	MEg2	MEg3	SEg1	SEg2	SEg3	SRg1	SRg2	SRg3	OPg1	OPg2	OPg3
PE-RE-MN	1.3	36	12.3	0	11.1	0	0	10.9	0	0	0	0	43.1	0	0	0	0	0	0	0	0
C4-DU-CIF	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	52.9	42.3	42.8	7.7	0	0
BOSQ-MIX	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
RI-BERA	0	0	0	0	0	0	8.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Zonas húmedas																					
UR-BANO	0	0	2.7	0	0	0	4.9	1.6	0	10.3	0	0	0	0	0	38.4	0	0.2	0	0	0
EM-BAL-SES	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10.8	0	0	0	0	0	0	0	0

Tabla 2.1. (Continuación) Variables climáticas, topográficas, litológicas y de uso del territorio para cada una de las localidades de muestreo. Las abreviaturas para las localidades se corresponden con el código utilizado en este capítulo. SECANO: tierras de labor en seco; MOSSEC: mosaico de cultivos permanentes en seco; MOSPRAD: mosaico de cultivos anuales con prados o praderas en seco; MOSMIX: mosaico de cultivos mixtos en seco y regadío; HERBREG: cultivos herbáceos en regadío; OLIVAR: olivares en seco; AGRDEHE: cultivos agrícolas con arbolado adhesado; PASTIZ: pastizales, prados o praderas con arbolado adhesado; PASTIZ: pastizales no definidos; MATSUB: matorrales arbustivos o subarborescentes muy poco densos; MATCON: matorral boscoso de coníferas; MATFROND: matorral boscoso de frondosas; MATMIX: matorral boscoso de bosque mixto; MATORRAL: grandes formaciones de matorral denso o medianamente denso; CONIFER: bosque de coníferas con hojas aciculares; PEREMN: bosque de frondosas perennifolias; CADUCIF: bosque de caducifolios y marcescentes; BOSQMIX: bosque mixto; RIBERA: bosques de ribera; URBANO: tejido urbano continuo; EMBALSES: embalses.

neos y supramediterráneos de suelos ácidos y, finalmente, robledales y pinares de los pisos supramediterráneos y oromediterráneos. En cualquier caso, la conclusión más relevante que podemos obtener de este análisis es que la selección de localidades “a priori” mediante un procedimiento estratificado es válida y representativa de diferentes hábitats y ecosistemas naturales en la Comunidad de Madrid.

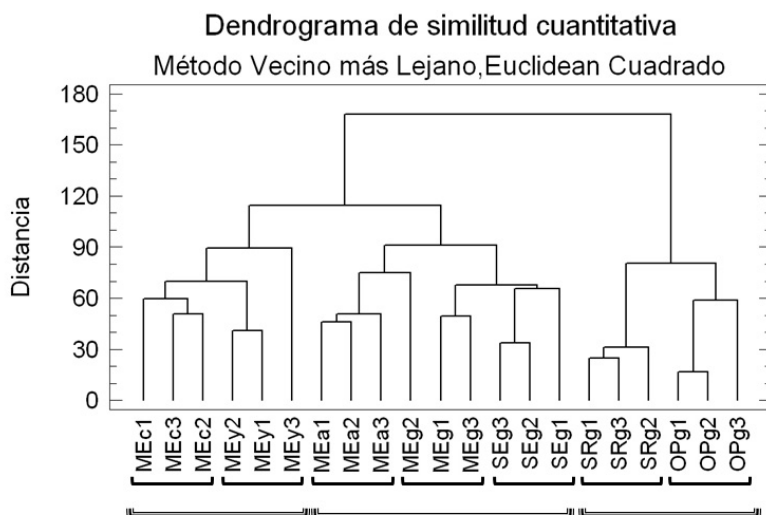


Figura 2.5. Dendrograma de similitud cuantitativa de las 21 localidades de estudio en base a los valores de las variables climáticas, edáficas y de uso del territorio de cada localidad (ver apartado 2.2.2). Los datos de cada localidad se ofrecen en el apartado 2.2.1.

2.2.3 – Trampas

Existe una enorme variedad de diseños de trampas cebadas utilizados en estudios sobre insectos necrófagos, con disparidad de resultados y eficacia. En el caso de trabajos sobre dípteros necrófagos, es habitual el uso de las trampas WOT (Wind Oriented Traps) (VOGT *et al.*, 1985) y las trampas WA (Western Australian) (VOGT & HAVENSTEIN, 1974; VOGT & WOODBURN, 1994) o de clásicas y sencillas trampas cilíndricas de tela o gasa que se colocan colgadas en árboles u otras superficies (DODGE & SEAGO, 1952; MACLEOD, 1956). Las primeras (trampas WOT y trampas WA) han sido diseñadas y utilizadas frecuentemente en Australia, donde la elevada prevalencia de las miasis provocadas

en el ganado por parte de moscas del género *Lucilia* Robineau-Desvoidy, y la gran importancia económica que ello conlleva (BECK *et al.*, 1985), ha propiciado numerosos trabajos de investigación sobre este asunto en ese país. Por tanto, las trampas WOT y las trampas WA resultan muy eficaces en la captura de dípteros de la familia Calliphoridae, con buenos resultados obtenidos también en nuestro país (MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 2000a; 2000b). Sin embargo, como consecuencia de estar ideadas para capturar un grupo de insectos muy concreto, que acude a la carroña prácticamente en los primeros instantes tras la muerte (TURNER, 1991), estos tipos de trampas están ideadas para permanecer operativas durante cortos periodos de tiempo. Al ser uno de los objetivos del proyecto en el que se encuadra este trabajo de investigación recolectar y conocer las comunidades de insectos sarcosaprófagos de la Comunidad de Madrid, incluidos aquellos que acuden a la carroña en distintos momentos del proceso de descomposición, hubo que optar por un tipo de trampa más robusta y resistente, que pudiera permanecer instalada y operativa durante al menos una semana.

Tras valorar diferentes opciones, se fabricaron varias trampas para la captura de insectos necrófagos tomando como base el diseño de MORÓN & TERRÓN (1984). Estas trampas consistieron en un recipiente cilíndrico de PVC de 21 cm de altura y 10 cm de diámetro que se instaló semienterrado en el suelo, de forma que sobresaliera aproximadamente 10 cm y se interpusiera en el paso de otros insectos y otras especies de animales, evitando así su caída accidental. El borde de dicho recipiente se continuó con un embudo de plástico que desembocaba en un vaso colector que contenía el líquido conservante. El conjunto estuvo protegido por un plato invertido de plástico del que colgaba un pequeño bote perforado que contenía el cebo (ver figura 2.6). Además de semienterrar las trampas en el campo, estas quedaron protegidas de la acción de animales salvajes mediante una serie de grandes piedras colocadas sobre y alrededor de ellas (ver figura 2.7).

A pesar de que, como se ha visto anteriormente, los datos climáticos de cada punto de muestreo se obtuvieron a partir de NINYEROLA *et al.* (2005), se colocó junto a cada trampa un pequeño termómetro (ver figura 2.6) que registrara las temperaturas máxima y mínima durante los siete días al mes que la trampa estuvo operativa. De este modo, y puesto que la temperatura es siempre uno de los factores más influyentes en el proceso de descomposición y en la

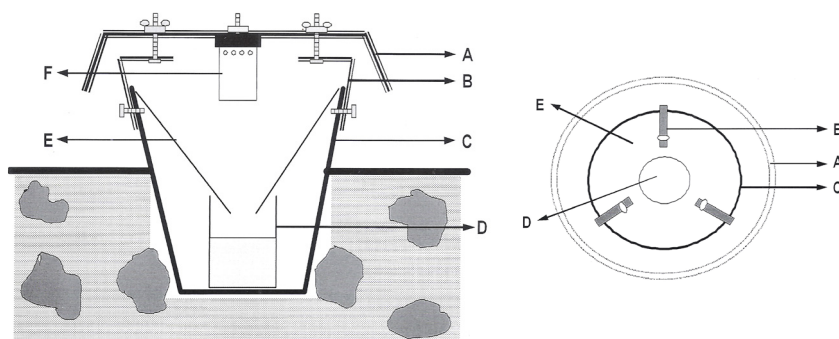


Figura 2.6. Esquema de la trampa utilizada en vista frontal (izquierda) y cenital (derecha), tomado de BAZ *et al.* (2007). A: plato invertido; B: Escuadras para la sujeción del plato invertido al recipiente; C: recipiente semienterrado; D: vaso colector con solución de etilenglicol; E: embudo; F: bote con cebo.

composición de dípteros sobre la carroña (CAMPOBASSO *et al.*, 2001), pudieron registrarse las diferencias de temperatura que existieron dentro de cada punto de muestreo y que afectaron a cada una de las tres trampas, debidas principalmente al diferente grado de cobertura vegetal considerado (zona boscosa, zona de matorral y zona de pradera). Estos datos se almacenaron como información adicional de cara a futuros estudios sobre la influencia del grado de cobertura vegetal en la distribución de los insectos sarcosaprófagos.

Antes de comenzar con los muestreos de este trabajo se había comprobado la eficacia de este tipo de trampas con capturas mensuales, durante más de dos años, en una finca propiedad de la Universidad de Alcalá, cercana a la Facultad de Biología. Ese periodo sirvió además para testar y comparar la eficacia de distintos tipos de cebos y líquidos conservantes. Respecto a esto último, se optó por utilizar como conservante líquido anticongelante para automóviles, que no es más que solución de etilenglicol. El elevado punto de ebullición de este compuesto impidió su evaporación en los meses de muestreo más calurosos, algo que no ocurrió en las trampas en las que se utilizó alcohol etílico de 80° (gradación recomendada por ADAMS & HALL, 2003) como conservante, que aparecía evaporado por completo a los siete días en los meses de julio, agosto y septiembre en las trampas colocadas en la finca de la Universidad de Alcalá.

En cuanto al cebo, multitud de trabajos sobre las miasis provocadas por moscas del género *Lucilia* han estandarizado, desde hace



Figura 2.7. Algunas de las trampas utilizadas durante el muestreo. De izquierda a derecha y de arriba a abajo: trampa MEcB2, trampa MEyP1, trampa MEaB2, trampa MEaM3, trampa MEgM1, trampa SEgM2, trampa SRgB1, trampa SRgP2, trampa OPgB1 y trampa OPgM2. Los códigos corresponden a la nomenclatura utilizada en este capítulo.

años, el uso de hígado (generalmente de oveja, ternera o cerdo) y sulfuro de sodio hidratado como cebo útil para la captura de estos califóridos (FRENEY, 1932; FULLER, 1934; MORRIS *et al.*, 1998). Se ha observado que al hidratar el sulfuro de sodio se forma sulfuro de hidrógeno, un producto gaseoso de la descomposición bacteriana de proteínas animales, que aumenta la atracción de los califóridos por la carroña (ASHWORTH & WALL, 1994; FISHER *et al.*, 1998). En cuanto a la utilización de hígado como cebo, existen trabajos recientes que muestran cómo el crecimiento de las larvas de califóridos es más lento y menor en este órgano que en otros como pulmón o corazón (KANESHRAJAH & TURNER, 2004; CLARK *et al.*, 2005), aunque no existen datos sobre posibles diferencias en la atracción de los adultos por uno u otro. De cualquier modo, y de la misma forma que con el líquido conservante, se realizaron pruebas utilizando hígado de cerdo con sulfuro de sodio hidratado como cebo durante la primavera de 2006, comparando las capturas con las de otra trampa en la que se utilizó calamar. En el primer caso se capturó un elevado número de individuos de *Lucilia sericata* (Meigen), pero no de otras especies, mientras que en la trampa cebada con calamar se capturaron abundantes ejemplares tanto del orden Diptera como de otros órdenes de insectos (Coleoptera e Hymenoptera, fundamentalmente). Por este motivo, se decidió no utilizar hígado con sulfuro de sodio hidratado como cebo.

Se valoró también la posibilidad de utilizar otros cebos alternativos, aunque los resultados descritos en diferentes trabajos parecían entrar en conflicto con los objetivos del proyecto en el que se encuadra este trabajo. Por ejemplo, el uso de Lucilure®, un cebo sintético que contiene una mezcla de sulfuro de sodio, ácido butírico, indol y etanotiol, ha sido desarrollado específicamente para la captura, nuevamente, de moscas del género *Lucilia* causantes de miasis en Australia (MORRIS, 2005). Sin embargo, en Europa ha sido probado sin éxito (HALL *et al.*, 2003). Por otro lado, el uso de pequeños vertebrados (fundamentalmente ratones y pollos) ha dado lugar a resultados contradictorios y en ocasiones poco satisfactorios, a la luz de la bibliografía consultada. DAVIES (1999), utilizando ratones como cebo, no capturó ejemplares de *Calliphora vomitoria* (Linnaeus), especie necrófaga frecuente sin embargo en su zona de estudio; y PUTMAN (1978), utilizando también ratones, no capturó ningún ejemplar de la familia Dermestidae (orden Coleoptera), que se cuenta sin embargo entre los insectos necrófagos con mayor importancia en el proceso de

descomposición de la carroña (SCHÄFER, 1998). AVANCINI & LINHARES (1988), por su parte, desaconsejan el uso de roedores por no resultar atractivo para los machos (aun partiendo de la premisa de que su número siempre suele ser menor que el de las hembras, por ser estas las que acuden en mayor número a la carroña para ovopositar), provocando un sesgo acusado en el sex-ratio. No existe acuerdo además sobre si los insectos necrófagos muestran o no preferencia por un tipo de carroña u otro en el caso de utilizar distintos tipos de pequeños vertebrados, aunque algunos resultados parecen apoyar la primera posibilidad (KUUSELA & HANSKI, 1982; BLACKITH & BLACKITH, 1990).

Por todo ello, se optó finalmente por utilizar calamar como cebo para la captura de insectos necrófagos. A pesar de que *a priori* pudiera parecer una opción inusitada por no ser obviamente un tipo de carroña que la fauna de esta región de estudio pudiera encontrar en condiciones naturales (frente al uso de otros animales, como aves o mamíferos de pequeño tamaño, o de sus órganos), NEWTON & PECK (1975) ya resaltaron su eficacia frente al uso de pequeños vertebrados o de sus órganos. Además, ha sido utilizado con éxito en otros trabajos (RIVERA-CERVANTES & GARCÍA-REAL, 1998; BAZ *et al.*, 2007; BAZ & CIFRIÁN, 2007). La eficacia del calamar como cebo reside en que en las primeras fases de descomposición se licúa, manteniéndose en un estado de descomposición activa durante un periodo de tiempo mucho mayor que los otros cebos, atrayendo además a todos los grupos de insectos de importancia en una sucesión cadavérica, como pudo comprobarse en las pruebas realizadas previamente en la finca cercana a la Facultad de Biología de la Universidad de Alcalá.

Cada trampa se cebó con aproximadamente 100 gramos de calamar, introducidos en el bote de plástico perforado a tal efecto (ver figura 2.6), de modo que permitiera la salida del olor del cebo, pero no la entrada de los insectos, que caían al vaso colector con el líquido conservante, situado en el fondo de la trampa. Se utilizaron calamares pequeños completos, sin trocear, asegurando así incluir también las vísceras del animal, y todas las trampas permanecieron operativas durante siete días cada mes, desde junio de 2006 a mayo de 2007, hasta completar un año completo. Se visitó cada punto de muestreo, por tanto, dos veces al mes, una para colocar el bote con el cebo y el vaso colector con el líquido conservante, y otra, al cabo de una semana, para retirar el cebo y el vaso colector con las capturas. En esa segunda visita, además, se llevaron siempre botes con cebo y vasos colectores con líquido conservante, así como trampas

de repuesto, de modo que si alguna trampa se había volcado o perdido, pudiera restituirse en ese momento y retirarse otros siete días después. Finalmente, todos los meses los muestreos se organizaron en seis días, tres de ellos para poder cebar todas las trampas y otros tres para retirar las capturas. Así, los 21 puntos de muestreo quedaron organizados en tres grandes zonas que pudieran ser recorridas en tres días: zona sureste de la Comunidad de Madrid (que incluyó los puntos MEc1, MEc2, MEc3, MEy1, MEy2 y MEy3), zona oeste y suroeste (puntos MEa1, MEa2, MEa3, MEg1, MEg2, MEg3 y SEg3) y zona norte (puntos SEg1, SEg2, SRg1, SRg2, SRg3, OPg1, OPg2 y OPg3) (ver figura 2.4).

Como incidencias, hay que resaltar el robo de las trampas en algunos puntos, así como el haberlas encontrado volcadas en alguna ocasión, seguramente debido a la acción de los animales silvestres (a pesar de las precauciones tomadas semienterrando las trampas y protegiéndolas con piedras). En todos los casos se repitieron dichos muestreos en ese mismo mes, reponiendo el cebo o la trampa completa cuando fuera necesario y tomando nuevamente las muestras en las tres trampas de la localidad correspondiente. Por otro lado, y debido a las nevadas que se produjeron en invierno, no pudo accederse a los puntos OPg1, OPg2 y OPg3 en el mes de enero para retirar los cebos, continuando inaccesibles OPg1 y OPg3 en el mes de febrero. En cualquier caso, dichas trampas permanecieron cebadas durante todo el periodo en el que fueron inaccesibles, aunque prácticamente las capturas realizadas fueron mínimas.

2.2.4 – Procesado e identificación de las muestras

Una vez se retiraban los vasos colectores con las capturas, estos se llevaban al laboratorio, donde se realizaba un filtrado, desechando la solución conservante, y un lavado de los ejemplares, antes de guardarlos conservados en alcohol de 80° para su posterior identificación. Esa gradación para el alcohol se ha propuesto como la más adecuada en estudios e investigaciones sobre entomología forense, puesto que es la que menos cambios provoca en el tamaño y coloración de los insectos (ADAMS & HALL, 2003; DAY & WALLMAN, 2008). Aunque en cualquier caso estos cambios suelen ser más patentes en las larvas que en los adultos, se optó por conservar todo el material en estas condiciones.

Para mayor comodidad y eficacia en el procesado de muestras, los ejemplares capturados en cada trampa fueron separados por órdenes, y después los dípteros fueron identificados a nivel de familia con la ayuda del microscopio y la lupa binocular. Las identificaciones se realizaron con la bibliografía disponible para cada grupo, tal y como se especifica en el capítulo 3, apartado 3.1, aunque para algunas familias y algunos ejemplares concretos, dada la complejidad, se solicitó la colaboración de distintos especialistas. Así, el Dr. Hans-Peter Tschorsnig, del Naturkundenmuseum de Stuttgart (Alemania), identificó los ejemplares de la familia Tachinidae; el Dr. Bernhard Merz, del Muséum d'Histoire Naturelle de Genève (Suiza), los de la familia Platystomyidae y algunos de la familia Ulidiidae; el Dr. Miguel Carles-Tolrá algunos ejemplares de las familias Heleomyzidae; y el Dr. Thomas Pape, del Natural History Museum de Dinamarca, algunos ejemplares de la familia Sarcophagidae. También debido a la complejidad en su identificación (ver capítulo 3, apartado 3.2) y al abundante número en que fueron capturados, quedaron sin identificar los ejemplares de las familias Fannidae, Phoridae, Carnidae y Sphaeroceridae, que si bien pueden ser consideradas como necrófagos, tienen una menor importancia en los estudios sobre entomología forense debido a que parecen no ser tan influyentes como otras familias en los procesos de descomposición cadavérica (TURNER, 1991).

Todos los ejemplares, una vez identificados a nivel específico y debidamente etiquetados, fueron conservados nuevamente en alcohol de 80° o en seco, pinchados en alfileres entomológicos. Además, en el caso de la familia Sarcophagidae, fue necesaria la extracción de la genitalia de los machos para su correcta identificación. Dichas genitalias fueron conservadas junto a su ejemplar correspondiente, preparadas y embebidas en DHF (dimetil hidantoína formaldehído), sobre una pequeña lámina de acetato. Todo el material estudiado ha sido depositado en la colección entomológica del Departamento de Zoología y Antropología Física de la Universidad de Alcalá, excepto algunos ejemplares que fueron solicitados por los especialistas colaboradores para ser depositados en las colecciones de sus respectivos centros de estudio.

2.2.5 – Análisis y tratamiento de los datos

Una vez realizado el recuento de todos los ejemplares, así como la

separación por sexo y su identificación a nivel específico, se construyeron las matrices de datos pertinentes, incluyendo también los valores de las distintas variables topográficas, climáticas, edáficas y de uso del territorio. Los datos se analizaron mediante diferentes métodos según el objetivo buscado en cada caso. Por comodidad y para facilitar el orden de lectura, los diferentes tratamientos de los datos serán explicados y justificados en su capítulo correspondiente. No obstante, se enumeran a continuación.

La fiabilidad del diseño de muestreo y, por tanto, de los resultados, se comprobó utilizando el programa EstimateS (COLWELL, 2005) (ver capítulo 4, apartado 4.1). Confirmar la fiabilidad de los muestreos realizados implica que estos supongan una representación significativa de la riqueza de especies de insectos carroñeros presentes en el área de estudio. Dicha riqueza específica se estimó mediante la construcción de curvas de acumulación de especies, calculando el valor de la asíntota con la ecuación de MICHAELIS & MENTEN (1913) (ver capítulo 4, apartado 4.1.1), y mediante el uso de estimadores no paramétricos de la riqueza de especies (ver capítulo 4, apartado 4.1.2).

También con el programa EstimateS (COLWELL, 2005) se calcularon los índices de diversidad de SHANNON (1948) y de SIMPSON (1949) para cada localidad de estudio (ver capítulo 4, apartado 4.2.1). El estudio de los patrones de diversidad en cada localidad se complementó con el cálculo de los índices de dominancia (MCNAUGHTON & WOLFF, 1970) y equitatividad (LLOYD & GHELARDI, 1964) (ver capítulo 4, apartado 4.2.2), además de analizar la influencia del hábitat (considerando las variables topográficas y climáticas) en la diversidad de cada localidad mediante un análisis de correlación con el programa Statgraphics Plus 5.1 (Statistical Graphics Corp. 1994-2000).

Los patrones fenológicos de los agregados de dípteros sarcosaprófagos, así como de las especies más abundantes, se estudiaron gráficamente (ver capítulo 5) y mediante el cálculo de los valores de rango y amplitud de nicho estacional (ver capítulo 5, apartado 5.2). Además, el patrón de distribución espacio-temporal de las especies más representativas se analizó mediante un test de la Chi-cuadrado, para comprobar la existencia de diferencias significativas (ver capítulo 5, apartado 5.3). Este mismo tipo de test se utilizó para comprobar las diferencias en la proporción de sexos en las capturas de las especies más abundantes (ver capítulo 3, apartado 3.5), y para

estudiar la distribución espacial y temporal de los morfotipos de la especie *Prochyliza nigrimana* (Meigen) (MARTÍN-VEGA & BAZ, 2011) (ver capítulo 5, apartado 5.3.5).

Por último, se caracterizaron los agregados de especies de dípteros sarcosaprófagos en función de los diferentes hábitats y en las cuatro estaciones del año con el uso del programa PRIMER v5 (CLARKE & GORLEY, 2001) (ver capítulo 6). Los agregados se estudiaron mediante gráficos de agrupamiento (*cluster*) y de ordenación nMDS (*non-metric multi-dimensional scaling*) y con un análisis de similitud ANOSIM, mientras que un análisis SIMPER (*similarity percentages*) indicó cuáles son las especies que caracterizan cada tipo de agregado y que mejor diferencian los distintos agregados entre sí (ver capítulo 6). Además, las preferencias de hábitat de las especies más representativas de este estudio se estudiaron mediante un análisis ANOVA de la varianza, realizado con el programa Statgraphics Plus 5.1 (Statistical Graphics Corp. 1994-2000) (ver capítulo 6, apartado 6.1).

Capítulo 3

Composición faunística

Antes de abordar los estudios sobre las comunidades de dípteros necrófagos presentes en la Comunidad de Madrid y las especies que las componen, es necesario dar un repaso al inventario de especies registradas durante el estudio. Este inventario, resultado de la identificación de todos los ejemplares de las principales familias capturadas, ofrece una visión general de la composición faunística y del *sex-ratio* de los dípteros sarcosaprófagos de los ecosistemas naturales de la Comunidad de Madrid, permitiendo contrastar la presencia de los distintos taxones con los resultados obtenidos en otros estudios y discutir las capturas, algunas de ellas en principio sorprendentes, de determinadas especies.

3.1 – EL INVENTARIO DE ESPECIES

Durante un año completo de muestreo (desde junio de 2006 a mayo de 2007) se capturaron más de 45000 ejemplares de insectos en trampas cebadas con calamar, pertenecientes mayoritariamente a los órdenes Diptera y Coleoptera. La presencia en las capturas de otros órdenes de insectos ha sido estudiada por separado (BAZ *et al.*, 2010a, 2010b; MARTÍN-VEGA & BAZ, 2010a). Dentro del orden Diptera, 22202 ejemplares, pertenecientes a 11 familias diferentes con hábitos sarcosaprófagos fueron identificados a nivel específico. En total se inventariaron 87 especies (Tabla 3.1). Debido a su enorme complejidad y a la falta de claves de identificación en algunos casos,

no pudieron identificarse a nivel específico los ejemplares pertenecientes a las familias Phoridae, Sphaeroceridae, Fanniidae y Carnidae, también de hábitos sarcosaprófagos. No obstante, en el apartado 3.2 se ofrece información más detallada sobre sus capturas.

Centrando el inventario en las familias identificadas a nivel específico, se observa que aquellas que presentan mayor número de ejemplares, Calliphoridae y Muscidae, suponen en conjunto casi el 80% de las capturas (Figura 3.1), mientras que el resto se reparte mayoritariamente entre las familias Heleomyzidae (aproximadamente un 9% de las capturas), Sarcophagidae (aproximadamente un 7%), Piophilidae (aproximadamente un 5%) y Ulidiidae (aproximadamente un 2%) (Figura 3.1; Figura 3.2). Las familias restantes (Scathophagidae, Tachinidae, Platystomatidae, Sepsidae y Dryomyzidae) representan menos del 1% de las capturas.

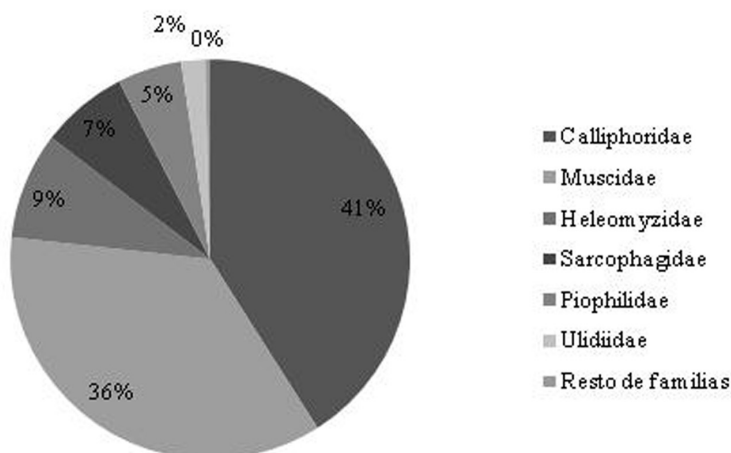


Figura 3.1. Porcentaje de capturas de las familias más representativas del presente estudio.

En este apartado se detallan las capturas realizadas de cada familia y cada especie, con datos sobre su distribución y biología y comparando los resultados obtenidos con los ofrecidos por otros estudios sobre insectos carroñeros realizados en la Península Ibérica. Se comprobó además si la presencia de dichas especies había sido previamente citada en la Península Ibérica (CARLES-TOLRÁ, 2002; PAPE, 2004; MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 2005b), indicándose en caso contrario en el apartado correspondiente a la distribución.

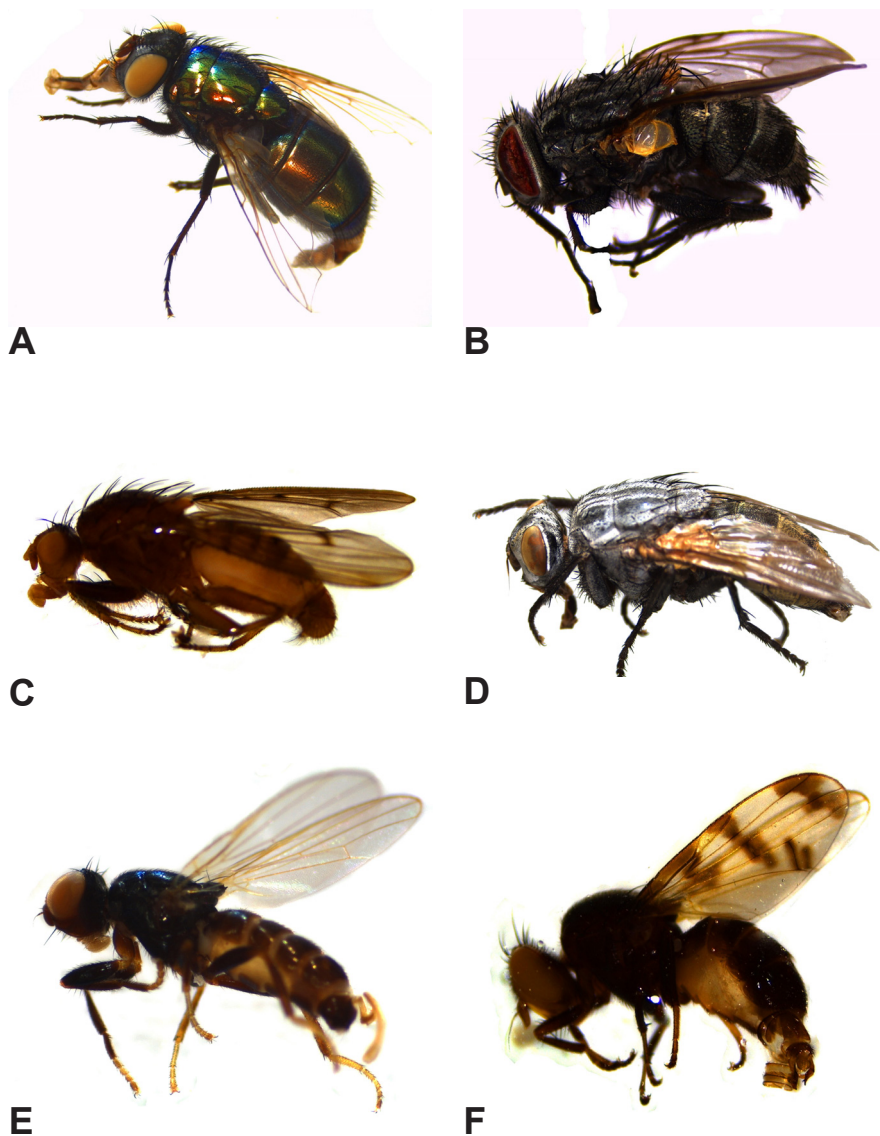


Figura 3.2. Algunas especies pertenecientes a las familias más representativas del presente estudio. A: *Lucilia sericata* (Calliphoridae) (hembra), B: *Muscina levida* (Muscidae) (hembra), C: *Suillia bistrigata* (Heleomyzidae) (macho), D: *Wohlfahrtia magnifica* (Sarcophagidae) (macho), E: *Prochyliza nigrimana* (Piophilidae) (macho), F: *Herina gyrans* (Ulidiidae) (macho) (Diferentes escalas).

FAMILIA	ESPECIES	Machos	Hembras	TOTAL
Calliphoridae	11 especies			9295 ejemplares
	<i>Chrysomya albiceps</i>	870	4027	4897
	<i>Calliphora vicina</i>	677	1732	2409
	<i>Calliphora vomitoria</i>	229	789	1018
	<i>Lucilia sericata</i>	52	442	494
	<i>Lucilia caesar</i>	7	64	71
	<i>Pollenia vagabunda</i>	0	192	192
	<i>Pollenia rudis</i>	0	84	84
	<i>Pollenia ponti</i>	0	65	65
	<i>Pollenia luteovillosa</i>	0	51	51
	<i>Pollenia fulvipalpis</i>	0	9	9
	<i>Pollenia labialis</i>	0	5	5
Muscidae	20 especies			7770 ejemplares
	<i>Muscina levida</i>	1568	3893	5461
	<i>Muscina prolapsa</i>	86	260	346
	<i>Muscina stabulans</i>	57	252	309
	<i>Musca domestica</i>	94	692	786
	<i>Hydrotaea ignava</i>	12	316	328
	<i>Hydrotaea dentipes</i>	1	21	22
	<i>Hydrotaea aenescens</i>	0	14	14
	<i>Hydrotaea cyrtoneurina</i>	0	2	2
	<i>Phaonia pallida</i>	5	288	293
	<i>Phaonia mediterranea</i>	0	71	71
	<i>Phaonia subventa</i>	6	46	52
	<i>Phaonia errans</i>	0	39	39
	<i>Phaonia valida</i>	0	3	3
	<i>Phaonia tuguriorum</i>	0	2	2
	<i>Helina depuncta</i>	0	23	23
	<i>Helina reversio</i>	0	9	9

Tabla 3.1. Número de capturas totales y por sexos de las especies de dípteros sarcosaprófagos inventariadas en el presente estudio.

FAMILIA	ESPECIES	Machos	Hembras	TOTAL
Muscidae	<i>Polietes lardarius</i>	0	3	3
	<i>Polietes meridionalis</i>	0	3	3
	<i>Haematobia irritans</i>	0	3	3
	<i>Mesembrina meridiana</i>	0	1	1
Heleomyzidae	8 especies			1874 ejemplares
	<i>Neoleria ruficeps</i>	495	250	745
	<i>Heleomyza captiosa</i>	244	95	339
	<i>Suillia bistrigata</i>	171	156	327
	<i>Suillia nemorum</i>	100	137	237
	<i>Suillia tuberiperda</i>	35	73	108
	<i>Suillia flagripes</i>	36	63	99
	<i>Suillia variegata</i>	7	6	13
	<i>Suillia pallida</i>	5	1	6
Sarcophagidae	19 especies			1536 ejemplares
	<i>Sarcophaga argyrostoma</i>	90	378	468
Sarcophagidae	<i>Sarcophaga cultellata</i>	63	396	459
	<i>Sarcophaga lehmanni</i>	41	109	151
	<i>Sarcophaga portschinskyi</i>	28	12	40
	<i>Sarcophaga africa</i>	25	11	36
	<i>Sarcophaga tibialis</i>	21	3	24
	<i>Sarcophaga jacobsoni</i>	15	0	15
	<i>Sarcophaga caerule-scens</i>	5	9	14
	<i>Sarcophaga pandellei</i>	10	0	10
	<i>Sarcophaga crassipalpis</i>	5	0	5
	<i>Sarcophaga marshalli</i>	1	3	4
	<i>Sarcophaga melanura</i>	0	3	3

Tabla 3.1. (Continuación) Número de capturas totales y por sexos de las especies de dípteros sarcosaprófagos inventariadas en el presente estudio.

FAMILIA	ESPECIES	Machos	Hembras	TOTAL
Sarcophagidae	<i>Sarcophaga amita</i>	2	0	2
	<i>Sarcophaga belgiana</i>	1	0	1
	<i>Sarcophaga hirticrus</i>	1	0	1
	<i>Sarcophaga subulata</i>	1	0	1
	<i>Sarcophila latifrons</i>	91	162	253
	<i>Ravinia pernix</i>	37	5	42
	<i>Wohlfahrtia magnifica</i>	1	7	8
Piophilidae	8 especies			1126 ejemplares
	<i>Prochyliza nigrimana</i>	546	506	1052
	<i>Prochyliza nigricornis</i>	6	0	6
	<i>Liopiophila varipes</i>	33	14	47
	<i>Thyreophora cynophila</i>	4	2	6
	<i>Stearibia nigriceps</i>	3	1	4
	<i>Mycetaulus bipunctatus</i>	2	2	4
	<i>Piophila megastigmata</i>	3	1	4
	<i>Protopiophila latipes</i>	2	1	3
Ulidiidae	3 especies			417 ejemplares
	<i>Herina gyrans</i>	182	102	284
	<i>Physiphora alceae</i>	38	37	75
	<i>Ulidia apicalis</i>	13	45	58
Scathophagidae	1 especie			78 ejemplares
	<i>Scathophaga stercoraria</i>	61	17	78
Tachinidae	14 especies			67 ejemplares
	<i>Tachina magnicornis</i>	5	15	20
	<i>Tachina praeceps</i>	0	10	10
	<i>Tachina fera</i>	1	3	4
	<i>Tachina casta</i>	0	2	2

Tabla 3.1. (Continuación) Número de capturas totales y por sexos de las especies de dípteros sarcosaprófagos inventariadas en el presente estudio.

FAMILIA	ESPECIES	Machos	Hembras	TOTAL
Tachinidae	<i>Linnaemya vulpina</i>	10	1	11
	<i>Bothria frontosa</i>	6	1	7
	<i>Gonia ornata</i>	2	4	6
	<i>Gonia bimaculata</i>	1	0	1
	<i>Gonia atra</i>	1	0	1
	<i>Gonia picea</i>	0	1	1
	<i>Peleteria rubescens</i>	0	1	1
	<i>Peleteria varia</i>	0	1	1
	<i>Peleteria meridionalis</i>	1	0	1
	<i>Pales pavida</i>	1	0	1
Platystomatidae	1 especie			24 ejemplares
	<i>Platystoma lugubre</i>	9	15	24
Sepsidae	1 especie			10 ejemplares
	<i>Sepsis fulgens</i>	4	6	10
Dryomyzidae	1 especie			4 ejemplares
	<i>Dryomyza flaveola</i>	3	1	4
TOTALES	Total especies: 87			Total: 22202

Tabla 3.1. (Continuación) Número de capturas totales y por sexos de las especies de dípteros sarcosaprófagos inventariadas en el presente estudio.

3.1.1 – Familia CALLIPHORIDAE

La familia Calliphoridae es la más numerosa del inventario con 9295 individuos, pertenecientes a 11 especies. Esta familia supone aproximadamente el 41% de las capturas totales (Figura 3.1). Este resultado no es sorprendente, puesto que una de las características principales de esta familia de dípteros es su elevada importancia en las comunidades naturales como descomponedores de la materia orgánica. Por ejemplo, *Lucilia sericata* (Figura 3.2) puede desarrollarse en materia orgánica vegetal en descomposición (NORRIS, 1965), y *Calliphora vicina* puede hacerlo exclusivamente en heces (ROGNES, 1991a), pero

es en el caso de la descomposición de la carroña donde su papel cobra mayor importancia, debido principalmente a tres motivos: los Calliphoridae son, por regla general, los primeros insectos en acudir a un cadáver para realizar sus puestas; por otro lado, una única hembra es capaz de poner del orden de 250 huevos de una sola vez, con lo que las larvas de estas especies se convierten en las más numerosas y principales colonizadoras del cadáver (GREENBERG, 1991); y, por último, los adultos tienen una elevada capacidad de dispersión, lo que les permite colonizar cadáveres situados a gran distancia (BRAACK & RETIEF, 1986), continuando así con su ciclo de vida. Es por estos motivos por los que dentro de la familia Calliphoridae pueden encontrarse algunas de las especies con mayor utilidad en la entomología forense, siendo frecuentemente sus huevos o sus larvas las únicas evidencias entomológicas presentes cuando se encuentra un cadáver (TURNER, 1991). Los principales estudios sobre entomofauna necrófaga llevados a cabo en la Península Ibérica corroboran estos datos: en diferentes trabajos de MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.* (2000a, 2005a) llevados a cabo en la provincia de Salamanca y en ambientes insulares del sureste peninsular los Calliphoridae representan más del 70% de los dípteros capturados, mientras que en los estudios realizados en la provincia de Murcia por ARNALDOS *et al.* (2001) suponen el 69.4%. Por otro lado, en un muestreo realizado con trampas cebadas en un ambiente periurbano en la provincia de Vizcaya por MONEO PELLITERO & SALOÑA-BORDAS (2007), los Calliphoridae representaron cerca del 90% de las capturas realizadas, mientras que en un estudio anual realizado con la misma metodología en toda la Comunidad del País Vasco, los Calliphoridae representaron el 55% de las capturas (SALOÑA BORDAS *et al.*, 2009). CASTILLO MIRALBES (2002), que estudió la entomofauna necrófaga en la provincia de Huesca, y ROMERO PALANCO *et al.* (2006), que hicieron lo propio en la provincia de Cádiz, también inciden en la dominancia de los Calliphoridae en la carroña frente al resto de familias de dípteros, aunque no ofrecen cifras ni porcentajes de capturas.

A la hora de comparar las abundancias de las especies capturadas de Calliphoridae puede observarse cómo *Chrysomya albiceps* es, con diferencia, la especie más numerosa, suponiendo aproximadamente el 53% de las especies capturadas de Calliphoridae (Figura 3.3) y aproximadamente el 23% de las capturas totales. Dentro de la familia Calliphoridae le siguen en número las especies *Calliphora vicina* (aproximadamente el 26% de las capturas de Calliphoridae),

Calliphora vomitoria (aproximadamente un 11%) y *Lucilia sericata* (aproximadamente un 5%) (Tabla 3.1; Figura 3.3). La especie *Lucilia caesar* representa únicamente un 1% de los Calliphoridae capturados, mientras que el 4% restante corresponde a seis especies del género *Pollenia*. Las hembras de este género se caracterizan por depositar los huevos en el suelo, donde eclosionan las larvas, que se alimentan de oligoquetos terrestres (ROGNES, 1991a). A pesar de ello, varias especies del género *Pollenia* son atraídas frecuentemente por la carroña y han sido capturadas en varios estudios de este tipo en la Península Ibérica (MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 1998, 2005a; ARNALDOS *et al.*, 2001; CASTILLO MIRALBES, 2002; BAZ *et al.*, 2007). Las hembras no parecen ovopositar sobre la carroña (GREENBERG, 1998), con lo que se desconoce si podrían desempeñar algún papel en el proceso de descomposición.

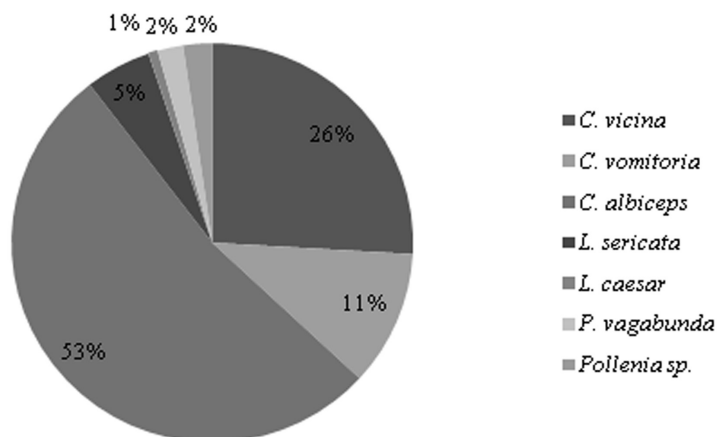


Figura 3.3. Porcentaje de capturas de las especies de la familia Calliphoridae.

A continuación se ofrecen los datos de las capturas de especies de Calliphoridae realizadas, señalando el número de machos (m) y hembras (h) identificados, así como las localidades y meses en los que fueron capturados. Se indica, además del material estudiado, una breve información sobre la distribución geográfica y la biología de cada especie capturada. Para la identificación de los ejemplares se han seguido las claves y la clasificación propuestas por GONZÁLEZ MORA (1989), GONZÁLEZ-MORA & PERIS (1988), PERIS & GONZÁLEZ MORA (1991) y ROGNES (1987, 1991a, 1991b, 1992a, 1992b). La

identificación de los ejemplares de la subfamilia Polleniinae fue realizada por el Dr. Arturo Baz.

Subfamilia Calliphorinae

Tribu Calliphorini

***Calliphora* Robineau-Desvoidy, 1830**

1. *Calliphora vicina* Robineau-Desvoidy, 1830

Distribución: Originariamente holártica, aunque en la actualidad es cosmopolita y está distribuida por todo el mundo, directamente ligada a la actividad humana (GONZÁLEZ MORA, 1989).

Biología: Especie muy frecuente, común sobre la materia orgánica vegetal y animal en descomposición y sobre la basura (GONZÁLEZ MORA, 1989). Las larvas, además, pueden producir miasis en el hombre y otros animales (JAMES, 1947).

Material estudiado: 677 m, 1732 h.

Localidades: MEc1, MEc2, MEc3, MEy1, MEy2, MEy3, MEa1, MEa2, MEa3, MEg1, MEg2, MEg3, SEg1, SEg2, SEg3, SRg1, SRg2, SRg3, OPg1, OPg2, OPg3.

Meses: Junio, julio, agosto, septiembre, octubre, noviembre, diciembre, enero, febrero, marzo, abril, mayo.

2. *Calliphora vomitoria* (Linnaeus, 1758)

Distribución: Holártica, ampliamente distribuida por las regiones Paleártica, Neártica y Oriental (GONZÁLEZ MORA, 1989; ROGNES, 1991a).

Biología: Especie de hábitos muy similares a *Calliphora vicina* (GONZÁLEZ MORA, 1989) aunque con menor tendencia sinantrópica (NUORTEVA, 1963), es frecuente también en la materia orgánica animal y vegetal en descomposición.

Localidades: MEc1, MEc2, MEc3, MEy1, MEy2, MEy3, MEa1, MEa2, MEa3, MEg1, MEg2, MEg3, SEg1, SEg2, SEg3, SRg1, SRg2, SRg3, OPg1, OPg2, OPg3.

Material estudiado: 229 m, 789 h.

Meses: Junio, julio, agosto, septiembre, octubre, noviembre, diciembre, enero, febrero, marzo, abril, mayo.

Subfamilia Chrysomyinae

Tribu Chrysomyini

***Chrysomya* Robineau-Desvoidy, 1830**

3. *Chrysomya albiceps* (Wiedemann, 1819)

Distribución: Paleártica, se extiende por la cuenca del Mediterráneo, el norte de África y Asia Central. Ha sido introducida en América central y meridional, donde se ha dispersado con rapidez (MARILUIS, 1983; GONZÁLEZ-MORA & PERIS, 1988; CENTENO, 1998).

Biología: Las larvas se desarrollan sobre materia orgánica vegetal y animal en descomposición, principalmente sobre heces y cadáveres, donde depredan las larvas de otras especies necrófagas. Es una especie hemisinantrópica, aunque su papel epidemiológico no está demasiado estudiado (GONZÁLEZ-MORA & PERIS, 1988).

Material estudiado: 870 m, 4027 h.

Localidades: MEc1, MEc2, MEc3, MEy1, MEy2, MEy3, MEa1, MEa2, MEa3, MEg1, MEg2, MEg3, SEg1, SEg2, SEg3, SRg1, SRg2, SRg3, OPg1, OPg3.

Meses: Junio, julio, agosto, septiembre, octubre, noviembre, mayo.

Subfamilia Luciliinae

Tribu Luciliini

***Lucilia* Robineau-Desvoidy, 1830**

4. *Lucilia caesar* (Linnaeus, 1758)

Distribución: Paleártica, ampliamente extendida (PERIS & GONZÁLEZ MORA, 1991).

Biología: Las larvas, principalmente carroñeras, han sido citadas también como causantes de miasis en el norte de Europa (ROGNES, 1991a).

Material estudiado: 7 m, 64 h.

Localidades: MEc1, MEc2, MEc3, MEy3, MEa1, MEa2, MEg1, MEg3, SEg1, SEg2, SRg1, SRg2, SRg3, OPg1, OPg2.

Meses: Junio, julio, agosto, septiembre, octubre, abril, mayo.

5. *Lucilia sericata* (Meigen, 1826)

Distribución: Prácticamente cosmopolita, está ampliamente extendida debido a su relación directa con la actividad humana, aunque no llega a establecerse en todos los lugares (PERIS & GONZÁLEZ MORA, 1991).

Biología: Larvas saprófagas, desarrollándose fundamentalmente sobre materia orgánica animal en descomposición. Las larvas, además, pueden producir miasis en humanos y otros animales (GÓMEZ, 1958; SMITH & WALL, 1997), y han sido utilizadas con fines terapéuticos en medicina (BRUMPT, 1933; SHERMAN & PECHER, 1988). Los adultos, por otro lado, han sido señalados como transmisores de numerosos patógenos y parásitos debido a sus hábitos sinantrópicos (PERIS & GONZÁLEZ MORA, 1991).

Material estudiado: 52 m, 442 h.

Localidades: MEc1, MEc2, MEc3, MEy1, MEy2, MEy3, MEa1, MEa2, MEa3, MEg1, MEg2, MEg3, SEg1, SEg2, SEg3, SRg1, SRg2, SRg3, OPg1, OPg2.

Meses: Junio, julio, agosto, septiembre, octubre, noviembre, marzo, abril, mayo.

Subfamilia Polleniinae

Pollenia Robineau-Desvoidy, 1830

6. *Pollenia fulvipalpis* Macquart, 1835

Distribución: Paleártica, su distribución parece restringirse a Francia, Islas del Canal y España (ROGNES, 1992a).

Biología: Pertenece al grupo de especies *Pollenia viatica*, y al igual que la mayoría de especies que pertenecen a este género parasita o depreda sobre oligoquetos terrestres durante la fase larvaria, presentando un ciclo de vida con una única generación al año (ROGNES,

1991b).

Material estudiado: 9 h.

Localidades: MEc1, MEy1, SEg1.

Meses: Septiembre.

7. *Pollenia labialis* Robineau-Desvoidy, 1863

Distribución: Paleártica, presente en la mayor parte del continente europeo. También ha sido citada de Canadá (ROGNES, 1991a; MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 1998).

Biología: Los datos sobre la biología de esta especie son escasos, aunque parece ser que su régimen trófico, como ocurre con otras especies del género, se basa en oligoquetos terrestres (MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 1998). También se han descrito hembras de esta especie atraídas por cebo compuesto de pescado (ROGNES, 1991a).

Material estudiado: 5 h.

Localidades: MEg2, SEg1, SRg1, SRg3.

Meses: Junio, enero, marzo, abril.

8. *Pollenia luteovillosa* Rognes, 1987

Distribución: Paleártica, restringida a la cuenca del Mediterráneo. Citada originalmente del norte de África (ROGNES, 1987), en Europa ha sido citada con posterioridad en la Península Ibérica (MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 2005b).

Biología: No existen datos sobre la biología de esta especie. Ha sido capturada mediante el uso de trampas cebadas con hígado y pescado (MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 2005b).

Material estudiado: 51 h.

Localidades: MEc2, MEc3, MEy1, MEy2, MEy3, MEa1, MEa2, MEa3, MEg1, MEg2.

Meses: Junio, julio, agosto, octubre, marzo, abril.

9. *Pollenia ponti* Rognes, 1991

Distribución: Paleártica, citada únicamente en algunos países de la cuenca del Mediterráneo (ROGNES, 1991b; MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 1998).

Biología: Pertenece al grupo de especies *Pollenia viatica*, con las que comparte régimen trófico, desarrollándose sobre oligoquetos terrestres. MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.* (1998) capturaron esta especie alrededor de heces de vacuno.

Material estudiado: 65 h.

Localidades: MEc1, MEc2, MEy1, MEa1, MEa2, MEg1, MEg3, SEg1, SRg3.

Meses: Agosto, septiembre, octubre.

10. *Pollenia rudis* (Fabricius, 1794)

Distribución: Holártica, muy común y ampliamente extendida (ROGNES, 1991a; MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 1998).

Biología: Al igual que la mayoría de especies de este género, las larvas se alimentan de oligoquetos terrestres (ROGNES, 1987), aunque también pueden desarrollarse sobre crisálidas de algunos lepidópteros (ROGNES, 1991a) y han sido capturadas alrededor de heces de vacuno (MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 1998).

Material estudiado: 84 h.

Localidades: MEc3, MEy3, MEa1, MEa2, MEa3, MEg1, MEg2, MEg3, SEg1, SEg2, SEg3, SRg1, SRg2, OPg1.

Meses: Junio, julio, agosto, septiembre, octubre, diciembre, febrero, marzo, abril, mayo.

11. *Pollenia vagabunda* Meigen, 1826

Distribución: Originariamente paleártica, limitándose a la zona oeste de esta región. Ha sido introducida en Norteamérica (ROGNES, 1992b).

Biología: Se han recogido pupas y adultos alrededor de crisálidas de lepidópteros (ROGNES, 1992b). Aunque durante algún tiempo no existieron evidencias de una asociación biológica entre *Pollenia vagabunda* y alguna especie de oligoqueto terrestre, MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.* (1998) la consideran con el mismo régimen trófico que el

resto de especies del género, además de haberla capturado alrededor de heces de vacuno. Se han descrito, además, hembras de esta especie atraídas por cebo compuesto de pescado (ROGNES, 1991a).

Material estudiado: 192 h.

Localidades: MEc1, MEc2, MEc3, MEy2, MEy3, MEa1, MEa3, MEg1, MEg2, MEg3, SEg1, SEg3, SRg1, SRg2, SRg3, OPg1, OPg2, OPg3.

Meses: Junio, julio, agosto, septiembre, octubre, diciembre, enero, febrero, marzo, abril, mayo.

3.1.2 – Familia DRYOMYZIDAE

La familia Dryomyzidae, representada solamente por 4 individuos pertenecientes a una única especie, es la familia de dípteros menos numerosa en este estudio, suponiendo menos del 1% de las capturas totales (Tabla 3.1; Figura 3.1). Se sabe que las larvas de Dryomyzidae se desarrollan sobre heces, hongos y materia vegetal o animal en descomposición, incluyendo cadáveres de moluscos y vertebrados y compartiendo espacio frecuentemente con las larvas de Scathophagidae (SÉGUY, 1934; OZEROV, 1998; OOSTERBROEK, 2006). Sin embargo, no parecen ser frecuentes en los estudios sobre entomofauna necrófaga, ni en número de ejemplares ni en número de especies, siendo realmente escasas las referencias en las que pueden encontrarse, donde por otro lado apenas se ofrece más información que la de mencionar su presencia (ver por ejemplo HANSKI & NUORTEVA, 1975; KENTNER & STREET, 1990; MATUSZEWSKI *et al.*, 2008). KENTNER & STREET (1990) indican que algunas familias, incluida Dryomyzidae, acuden al cadáver una vez que ya lo han hecho los Calliphoridae y Muscidae, lo que podría suponer que encuentren menor disponibilidad de recursos y por tanto estén presentes en menor número. Hay que destacar sin embargo que HWANG & TURNER (2005), en un estudio sobre dípteros necrófagos llevado a cabo en Reino Unido, no sólo mencionan una especie (*Neuroctena anilis* (Fallén)) de Dryomyzidae entre sus capturas en un hábitat boscoso, sino que además la señalan como una de las especies con mayor número de ejemplares capturados.

A continuación se ofrecen los datos de las capturas de Dryomyzidae realizadas, señalando el número de machos (m) y hembras

(h) identificados, así como las localidades y meses en que fueron capturados. Se indica, además del material estudiado, una breve información sobre la distribución geográfica y la biología de la única especie capturada. Para la identificación de los ejemplares se han seguido las claves y la clasificación propuestas por SÉGUY (1934).

Subfamilia Dryomyzinae

Dryomyza Fallén, 1820

1. *Dryomyza flaveola* (Fabricius, 1794)

Distribución: Paleártica, extendida y muy común en toda Europa (SÉGUY, 1934).

Biología: No se ha encontrado información concreta sobre la biología de esta especie. Ha sido capturada, también en bajo número, sobre heces humanas (CARLES-TOLRÁ, 2001) y sobre carroña (KENTNER & STREIT, 1990).

Material estudiado: 3 m, 1 h.

Localidades: SRg1.

Meses: Junio, noviembre.

3.1.3 – Familia HELEOMYZIDAE

La familia Heleomyzidae, representando aproximadamente el 9% de los dípteros capturados, es la tercera familia con más ejemplares inventariados, por detrás de las familias Calliphoridae y Muscidae y ligeramente por delante de las familias Sarcophagidae y Piophilidae (Figura 3.1). En cuanto a la composición de especies, la más abundante es *Neoleria ruficeps*, que representa aproximadamente el 40% de las capturas de Heleomyzidae, mientras que el resto se reparte mayoritariamente entre cinco especies: *Heleomyza captiosa* (aproximadamente el 18%), *Suillia bistrigata* (Figura 3.2) (aproximadamente el 17%), *Suillia nemorum* (aproximadamente el 13%), *Suillia tuberi-perda* (aproximadamente el 6%) y *Suillia flagripes* (aproximadamente el 5%). Se capturaron además otras dos especies, *Suillia variegata* y *Suillia pallida*, aunque con un número de ejemplares mucho menor en comparación con el resto (Tabla 3.1; Figura 3.4).

El elevado número de ejemplares de Heleomyzidae, superior incluso al número de Sarcophagidae (una de las familias más destacadas en los estudios sobre dípteros sarcosaprófagos), obliga a tener en consideración estos resultados. Son varios los estudios sobre insectos carroñeros que mencionan la presencia de Heleomyzidae (ver por ejemplo HANSKI & NUORTEVA, 1975; HANSKI & KUUSELA, 1980; KENTNER & STREIT, 1990; ANDERSON & VANLAERHOVEN, 1996; HWANG & TURNER, 2005; MATUSZEWSKI *et al.*, 2008), y en la Península Ibérica CARLES-TOLRÁ (2001) y CASTILLO MIRALBES (2002) capturaron eventualmente algunos ejemplares sobre carroña. Sin embargo, no es una familia con presencia constante ni significativa en este tipo de trabajos a pesar de ser muy abundante en la naturaleza, tanto en número de especies como en número de ejemplares, y a pesar de que presentan hábitos saprófagos, pudiendo desarrollarse en una amplia variedad de tipos de materia orgánica animal en descomposición, incluidos cadáveres de distintos orígenes y tamaños (CARLES-TOLRÁ, 2001). Además, se ha señalado algún género (concretamente *Neoleria*, al que pertenece la especie más abundante en este estudio) como fundamentalmente necrófago (PAPP, 1998a). Hay que destacar que HWANG & TURNER (2005), al igual que ocurría con los Dryomyzidae, destacan una especie de Heleomyzidae, *Tephrochlamys flavipes* (Zetterstedt), como una de las más abundantes entre las especies de dípteros capturadas en hábitats boscosos. Además, FIEDLER *et al.* (2008) capturaron un elevado número de ejemplares identificados como *Neoleria* sp. sobre cadáveres de cerdos en un hábitat boscoso.

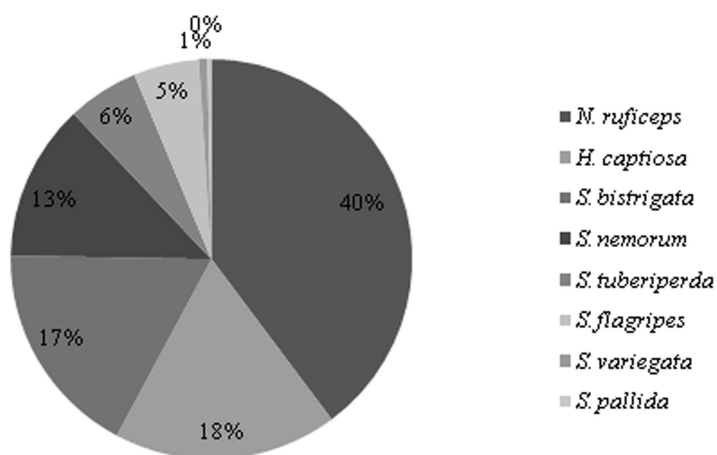


Figura 3.4. Porcentaje de capturas de las especies de la familia Heleomyzidae.

A continuación se ofrecen los datos de las capturas de especies de Heleomyzidae realizadas, señalando el número de machos (m) y hembras (h) identificados, así como las localidades y meses en que fueron capturados. Se indica, además del material estudiado, una breve información sobre la distribución geográfica y la biología de cada especie capturada. Para la identificación de los ejemplares se han seguido las claves y la clasificación propuestas por PAPP (1981, 1998a) y WITHERS (1987).

Subfamilia Heleomyzinae

Tribu Heleomyzini

***Heleomyza* Fallén, 1810**

1. *Heleomyza captiosa* (Gorodkov, 1962)

Distribución: Paleártica, limitada a las regiones de Europa Central y Occidental (PAPE, 2004).

Biología: Las larvas se desarrollan sobre materia vegetal o animal en descomposición y sobre heces (SÉGUY, 1934).

Material estudiado: 244 m, 95 h.

Localidades: SEg2, SRg2, SRg3, OPg1, OPg2, OPg3.

Meses: Octubre, noviembre, enero, febrero, abril.

***Neoleria* Malloch, 1919**

2. *Neoleria ruficeps* (Zetterstedt, 1838)

Distribución: Paleártica, ampliamente extendida en Europa y el norte de África (SÉGUY, 1934).

Biología: Larvas fundamentalmente necrófagas (PAPP, 1998a). Los adultos generalmente se encuentran en lugares fríos y oscuros (SÉGUY, 1934).

Material estudiado: 495 m, 250 h.

Localidades: MEc1, MEc2, MEy2, MEy3, MEa1, MEa2, MEa3, MEG1, MEG2, MEG3, SEg1, SEg2, SEg3, SRg1, SRg3, OPg1, OPg2, OPg3.

Meses: Agosto, septiembre, octubre, noviembre, diciembre, febrero, marzo, mayo.

Subfamilia Suillinae

Tribu Suillini

***Suillia* Robineau-Desvoidy, 1830**

3. *Suillia bistrigata* (Meigen, 1830)

Distribución: Paleártica. Restringida a la zona más occidental de la cuenca del Mediterráneo (SÉGUY, 1934).

Biología: Larvas coprófagas y saprófagas. Los adultos son antófilos y herbívoros (SÉGUY, 1934).

Material estudiado: 171 m, 156 h.

Localidades: MEc1, MEc2, MEy1, MEy2, MEy3, MEa1, MEa2, MEa3, MEg1, MEg2, MEg3, SEg1, SEg2, SEg3, SRg2, SRg3, OPg1, OPg2, OPg3.

Meses: Junio, julio, agosto, octubre, noviembre, diciembre, enero, febrero, marzo, abril, mayo.

4. *Suillia flagripes* (Czerny, 1904)

Distribución: Paleártica, restringida al sur de Europa (SÉGUY, 1934).

Biología: Larvas coprófagas y saprófagas. Los adultos son antófilos y herbívoros (SÉGUY, 1934).

Material estudiado: 36 m, 63 h.

Localidades: MEc1, MEc2, MEc3, MEy2, MEy3, MEa1, MEa2, MEa3, MEg1, SEg1, SEg3, SRg2, SRg3, OPg1, OPg2, OPg3.

Meses: Junio, julio, agosto, septiembre, octubre, noviembre, enero, febrero, marzo, abril, mayo.

5. *Suillia nemorum* (Meigen, 1830)

Distribución: Paleártica (SÉGUY, 1934).

Biología: La información sobre su biología específica es descono-

cida, si bien HANSKI & NUORTEVA (1975) capturaron esta especie en trampas cebadas con carroña.

Material estudiado: 100 m, 137 h.

Localidades: MEc1, MEc2, MEc3, MEy1, MEy2, MEy3, MEa1, MEa2, MEa3, MEg1, MEg2, MEg3, SEg1, SEg2, SEg3, SRg1, SRg2, SRg3, OPg1, OPg2, OPg3.

Meses: Junio, octubre, noviembre, diciembre, enero, febrero, marzo, abril, mayo.

6. *Suillia pallida* (Fallén, 1820)

Distribución: Paleártica (SÉGUY, 1934). Aunque se ha considerado que está ampliamente distribuida, suele estar poco representada en las colecciones (WITHERS, 1987).

Biología: Las larvas son conocidas por desarrollarse principalmente sobre trufas (*Tuber* spp.) (SÉGUY, 1934; WITHERS, 1987), por lo que la presencia de este díptero puede ser indicadora de la existencia de este hongo en el terreno.

Material estudiado: 5 m, 1 h.

Localidades: MEg3.

Meses: Octubre.

7. *Suillia tuberiperda* (Rondani, 1867)

Distribución: Paleártica, restringida al sur de Europa (SÉGUY, 1934).

Biología: Las larvas son saprófagas, aunque el nombre de esta especie viene dado por haberse encontrado originariamente asociada a las trufas (*Tuber* spp.) (SÉGUY, 1934). También se ha encontrado esta especie asociada a materia orgánica animal en descomposición (CARLES-TOLRÁ, 2001).

Material estudiado: 35 m, 73 h.

Localidades: MEc1, MEc3, MEy1, MEy3, MEa1, SRg2, OPg1.

Meses: Junio, julio, agosto, septiembre, octubre, marzo, abril, mayo.

8. *Suillia variegata* (Loew, 1862)

Distribución: Paleártica (SÉGUY, 1934). Es una especie ampliamente extendida y muy común, a veces algo gregaria (WITHERS, 1987).

Biología: Las larvas son polípagas, aunque pueden encontrarse con mayor frecuencia sobre hongos (FALCOZ, 1921). Los adultos suelen capturarse *in copula* alrededor de ellos (WITHERS, 1987). Han sido capturados además sobre carroña (CASTILLO MIRALBES, 2002).

Material estudiado: 7 m, 6 h.

Localidades: MEc1, MEc3, MEy2, MEy3, MEa3, MEG3.

Meses: Enero, febrero, marzo, abril, mayo.

3.1.4 – Familia MUSCIDAE

La familia Muscidae, con 7770 ejemplares, es la segunda familia de dípteros más abundante en el inventario, representando aproximadamente el 36% de las capturas (Tabla 3.1; Figura 3.1), una cifra muy cercana a la de los Calliphoridae (41%), la familia con mayor número de individuos inventariados. Ambas familias, junto con los Sarcophagidae, han sido señaladas como las dominantes en las comunidades de insectos sarcosaprófagos en la Península Ibérica (MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 2000a, 2005a; ARNALDOS *et al.*, 2001; CASTILLO MIRALBES, 2002; ROMERO PALANCO *et al.*, 2006), aunque el porcentaje aproximado que representan es variable: 26.75% en MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.* (2000a), 2.29% en MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.* (2005a) y 16.9% en ARNALDOS *et al.* (2001). CASTILLO MIRALBES (2002) y ROMERO PALANCO *et al.* (2006) no ofrecen cifras ni porcentajes de capturas.

Por otro lado, llama la atención el elevado número de especies con que está representada la familia Muscidae en este estudio: 20, lo que la convierte en la familia más diversa, ligeramente por delante de la familia Sarcophagidae (19 especies identificadas en este estudio). Este resultado contrasta enormemente con los datos ofrecidos por otros trabajos realizados en la Península Ibérica, en los que el número de especies de Muscidae capturadas no supera las cinco o seis (MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 2000a, 2005a; ARNALDOS *et al.*, 2001). Tampoco concuerdan los resultados a la hora de determinar la espe-

cie de Muscidae más abundante: en este estudio destaca claramente la especie *Muscina levida* (Figura 3.2), que supone aproximadamente el 70% de los Muscidae capturados y es la especie más abundante en este estudio, seguida de lejos por *Musca domestica*, que supone el 10% de las capturas de Muscidae (Figura 3.5). Sin embargo, la especie *Muscina levida* fue capturada en la provincia de Salamanca por MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.* (2000a), aunque sólo fue dominante entre los Muscidae durante un segundo año de muestreo, mientras que no está presente en los estudios realizados en el sudeste de la Península Ibérica por ARNALDOS *et al.* (2001, 2004) y MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.* (2005a), siendo *Musca domestica* la especie de Muscidae más abundante. Este hecho podría ser un primer indicativo claro de diferencias a nivel regional en la composición faunística de las comunidades de dípteros carroñeros en la Península Ibérica.

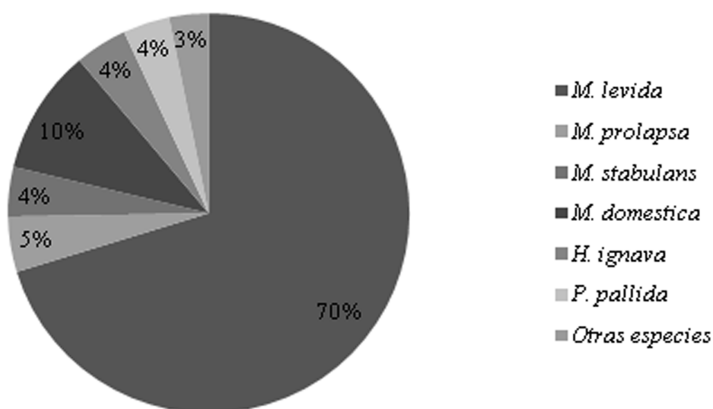


Figura 3.5. Porcentaje de capturas de las especies de la familia Muscidae.

A continuación se ofrecen los datos de las capturas de especies de Muscidae realizadas, señalando el número de machos (m) y hembras (h) identificados, así como las localidades y meses en que fueron capturados. Se indica, además del material estudiado, una breve información sobre la distribución geográfica y la biología de cada especie capturada. Para la identificación de los ejemplares se han seguido las claves y la clasificación propuestas por D'ASSIS FONSECA (1968), GREGOR *et al.* (2002) y PERIS & LLORENTE (1963).

Subfamilia Azeliinae

Tribu Reinwardtiini

Muscina* Robineau-Desvoidy, 1830*1. *Muscina levida* (Harris, 1780)**

Distribución: Holártica, ampliamente extendida (GREGOR *et al.*, 2002).

Biología: Las larvas son comunes sobre varias especies de hongos (DELY-DRASKOVITS & MIHÁLYI, 1972), aunque generalmente se encuentran sobre carroña. En ocasiones parasitan orugas y producen miasis en algunas especies de aves nidificantes (JAMES, 1947). Son parcialmente sinantrópicas, pudiendo transferir algunos patógenos, aunque por lo general muestran preferencia por los hábitats forestales frente a los hábitats urbanos o periurbanos (GREGOR *et al.*, 2002).

Material estudiado: 1568 m, 3893 h.

Localidades: MEc1, MEc2, MEc3, MEy1, MEy2, MEy3, MEa1, MEa2, MEa3, MEg1, MEg2, MEg3, SEg1, SEg2, SEg3, SRg1, SRg2, SRg3, OPg1, OPg2, OPg3.

Meses: Junio, julio, agosto, septiembre, octubre, noviembre, diciembre, enero, febrero, marzo, abril, mayo.

2. *Muscina prolapsa* (Harris, 1780)

Distribución: Holártica, ampliamente extendida (BÁEZ, 1983).

Biología: Parcialmente sinantrópica, las larvas se desarrollan principalmente sobre la carroña depredando sobre larvas de califóridos, aunque también pueden completar su ciclo sobre larvas de lepidópteros e himenópteros del género *Bombus* Latreille (GREGOR, *et al.*, 2002).

Material estudiado: 86 m, 260 h.

Localidades: MEc1, MEc2, MEc3, MEy1, MEy2, MEy3, MEa1, MEa2, MEa3, MEg1, MEg2, MEg3, SEg1, SEg2, SEg3, SRg1, SRg2, SRg3, OPg1, OPg2, OPg3.

Meses: Junio, julio, septiembre, octubre, noviembre, febrero, marzo,

abril, mayo.

3. *Muscina stabulans* (Fallén, 1817)

Distribución: Cosmopolita, ampliamente extendida (GREGOR *et al.*, 2002).

Biología: El desarrollo larvario tiene lugar principalmente en heces humanas y de animales domésticos y sobre carroña, rara vez también sobre plantas cultivadas y algunas especies de hongos. Las larvas pueden parasitar además al ganado y al hombre produciendo miasis (GREGOR *et al.*, 2002), y también convertirse en carnívoras facultativas en las últimas fases de su desarrollo. Los adultos son sinantrópicos, transfiriendo numerosos patógenos de los excrementos y la materia orgánica en descomposición a los alimentos (BAEZ, 1983).

Material estudiado: 57 m, 252 h.

Localidades: MEc1, MEc2, MEc3, MEy1, MEy2, MEy3, MEa1, MEa2, MEa3, MEg1, MEg3, SEg1, SEg2, SEg3, SRg3.

Meses: Junio, julio, agosto, septiembre, octubre, marzo, abril, mayo.

Tribu Azeliini

Hydrotaea Robineau-Desvoidy, 1830

4. *Hydrotaea aenescens* (Wiedemann, 1830)

Distribución: Originariamente neotropical, fue introducida en Europa, siendo registrada por primera vez en Italia y posteriormente en otros lugares de forma puntual, incluida la Península Ibérica (BAEZ, 1983; MERZ Y PONT, 2001).

Biología: Las larvas completan su ciclo sobre basura, excrementos o materia orgánica en descomposición, generalmente asociadas con ambientes rurales y periurbanos (GREGOR *et al.*, 2002).

Material estudiado: 14 h.

Localidades: MEc1, SRg1, SRg2, OPg1.

Meses: Julio.

5. *Hydrotaea cyrtoneurina* (Zetterstedt, 1845)

Distribución: Paleártica (GREGOR *et al.*, 2002).

Biología: Apenas existen datos sobre la biología de esta especie. Las larvas han sido recogidas sobre carroña (MATUSZEWSKI *et al.*, 2008).

Material estudiado: 2 h.

Localidades: MEy1, MEg2.

Meses: Abril.

6. *Hydrotaea dentipes* (Fabricius, 1805)

Distribución: Holártica y oriental, ampliamente extendida. (GREGOR *et al.*, 2002).

Biología: Las larvas se desarrollan sobre heces, depredando sobre las larvas de otros dípteros coprófagos (*Musca domestica* y *Stomoxys calcitrans* (Linnaeus), principalmente) (GREGOR *et al.*, 2002).

Material estudiado: 1 m, 21 h.

Localidades: MEc1, MEc2, MEy2, MEa1, MEg3, SEg1, SEg3, SRg1, SRg2, SRg3.

Meses: Junio, julio, septiembre, abril, mayo.

7. *Hydrotaea ignava* (Harris, 1780)

Distribución: Holártica y oriental, muy abundante en Europa (PAPE, 2004).

Biología: Larvas saprófagas, frecuentes en la carroña, heces, basura y nidos de aves. Los adultos pueden ser parcial o completamente sinantrópicos, actuando como vectores de numerosos patógenos. Presentan de dos a tres generaciones anuales (GREGOR *et al.*, 2002).

Material estudiado: 12 m, 316 h.

Localidades: MEc1, MEc2, MEc3, MEy1, MEy2, MEy3, MEa1, MEa2, MEa3, MEg1, MEg2, MEg3, SEg1, SEg2, SEg3, SRg1, SRg2, SRg3.

Meses: Junio, julio, agosto, septiembre, octubre, marzo, abril, mayo.

Subfamilia Muscinae

Tribu Muscini

Mesembrina Meigen, 1826**8. *Mesembrina meridiana* (Linnaeus, 1758)**

Distribución: Holártica (PERIS & LLORENTE, 1963).

Biología: Larvas coprófagas y saprófagas, asociadas generalmente a las heces de ungulados salvajes y ganado vacuno, pueden ser carnívoras facultativas (GREGOR *et al.*, 2002).

Material estudiado: 1 h.

Localidades: SEg2.

Meses: Noviembre.

Musca Linnaeus, 1758**9. *Musca domestica* Linnaeus, 1758**

Distribución: Cosmopolita, muy abundante en todas las regiones y ampliamente extendida debido a su estrecha relación con el hombre (BÁEZ, 1982).

Biología: Las larvas colonizan prácticamente cualquier tipo de materia orgánica en descomposición, sea de origen animal o vegetal, aunque su hábitat preferente son los excrementos de mamíferos (BÁEZ, 1982). En condiciones favorables, la tasa de población puede duplicarse en un solo día (IMAI, 1984). Los adultos, completamente sinantrópicos, son vectores de multitud de patógenos (GREGOR *et al.*, 2002; BARIN *et al.*, 2010).

Material estudiado: 94 m, 692 h.

Localidades: MEc1, MEc2, MEc3, MEy1, MEy2, MEy3, MEa1, MEa2, MEa3, MEg1, MEg2, MEg3, SEg1, SEg2, SEg3, SRg2, SRg3, OPg3.

Meses: Julio, agosto, septiembre, octubre, noviembre.

Polietes Rondani, 1866**10. *Polietes lardarius* (Fabricius, 1781)**

Distribución: Paleártica. Muy común en Europa (GREGOR *et al.*, 2002).

Biología: Las larvas son coprófagas y frecuentes en heces de ganado, aunque pueden ser depredadoras en el segundo y el tercer estado de desarrollo. Los adultos son parcialmente sinantrópicos, presentan gran atracción por los excrementos frescos y poca por la materia orgánica en descomposición y la basura. Pueden alcanzar elevadas densidades en algunas localidades (GREGOR *et al.*, 2002).

Material estudiado: 3 h.

Localidades: MEa3, SRg1.

Meses: Octubre.

11. *Polietes meridionalis* Peris & Llorente, 1963

Distribución: Paleártica, se extiende fundamentalmente desde el norte de África hasta Alemania y Hungría (GREGOR *et al.*, 2002).

Biología: Las larvas son fundamentalmente coprófagas, aunque pueden ser carnívoras facultativas en las últimas fases de su desarrollo (ROJO & MARCOS-GARCÍA, 1995). Los adultos son coprófagos y antófilos (PORTILLO RUBIO, 1978).

Material estudiado: 3 h.

Localidades: SRg1, OPg3.

Meses: Julio, septiembre.

Tribu Stomoxyini

Haematobia Le Peletier & Serville, 1828

12. *Haematobia irritans* (Linnaeus, 1758)

Distribución: Holártica, neotropical y oriental (GREGOR *et al.*, 2002).

Biología: Larvas coprófagas, frecuentes en heces de ganado vacuno. Los adultos viven prácticamente toda su vida como ectoparásitos del ganado, abandonando sólo brevemente la piel de su hospedador para ovopositar en sus heces cuando este defeca (GIBSON & TORR, 1999).

Material estudiado: 3 h.

Localidades: MEc3, MEy3.

Meses: Octubre, diciembre.

Subfamilia Phaoniinae

Tribu Phaoniini

***Helina* Robineau-Desvoidy, 1830**

13. *Helina depuncta* (Fallén, 1825)

Distribución: Paleártica (GREGOR *et al.*, 2002).

Biología: No se ha encontrado información concreta sobre la biología de esta especie.

Material estudiado: 23 h.

Localidades: MEc1, MEc2, MEc3, MEa2, MEa3, MEg1, SEg2, SRg1, OPg2.

Meses: Octubre, noviembre, diciembre, febrero.

14. *Helina reversio* (Harris, 1780)

Distribución: Holártica, muy extendida en Europa (GREGOR *et al.*, 2002).

Biología: Larvas coprófagas y saprófagas, se desarrollan generalmente sobre nidos de aves y heces de ganado (GREGOR *et al.*, 2002).

Material estudiado: 9 h.

Localidades: MEy1, MEa3, SEg2, SEg3, SRg1, OPg1, OPg3.

Meses: Junio, septiembre, noviembre, abril, mayo.

***Phaonia* Robineau-Desvoidy, 1830**

15. *Phaonia errans* (Meigen, 1826)

Distribución: Holártica (GREGOR *et al.*, 2002).

Biología: Las larvas son saprófagas, desarrollándose fundamental-

mente en humus y materia vegetal en descomposición. Los adultos son atraídos frecuentemente por excrementos (GREGOR *et al.*, 2002).

Material estudiado: 39 h.

Localidades: MEc3, MEa1, MEa2, MEa3, MEg1, MEg2, MEg3, SEg1, SEg2, SEg3, SRg1, SRg2, SRg3.

Meses: Septiembre, octubre, noviembre.

16. *Phaonia mediterranea* Hennig, 1963

Distribución: Paleártica, se extiende fundamentalmente desde el norte de África hasta Alemania y Hungría (GREGOR *et al.*, 2002).

Biología: No se ha encontrado información concreta sobre la biología de esta especie.

Material estudiado: 71 h.

Localidades: MEc1, MEc2, MEy1, MEy2, MEa1, MEa2, MEa3, MEg1, MEg2, MEg3, SEg1, SEg2, SEg3, SRg1, SRg2, SRg3.

Meses: Junio, septiembre, octubre, noviembre.

17. *Phaonia pallida* (Fabricius, 1787)

Distribución: Paleártica (GREGOR *et al.*; 2002).

Biología: Las larvas se desarrollan frecuentemente sobre hongos y madera en descomposición (GREGOR *et al.*; 2002).

Material estudiado: 5 m, 288 h.

Localidades: MEc1, SEg2, SRg1, SRg2, OPg3.

Meses: Junio, julio, agosto, septiembre, octubre.

18. *Phaonia subventa* (Harris, 1780)

Distribución: Paleártica, exclusivamente europea (GREGOR *et al.*; 2002).

Biología: Larvas coprosaprófagas, desarrollándose en hongos, humus, madera en descomposición, carroña y heces (GREGOR *et al.*, 2002).

Material estudiado: 6 m, 46 h.

Localidades: MEc1, MEc2, MEy3, MEa1, MEg1, SEg1, SEg2, SRg1, SRg2, SRg3, OPg1.

Meses: Junio, agosto, septiembre, octubre, noviembre, enero, febrero, marzo, abril, mayo.

19. *Phaonia tuguriorum* (Scopoli, 1763)

Distribución: Paleártica, presente fundamentalmente en la región occidental de Europa (GREGOR *et al.*, 2002).

Biología: Larvas fundamentalmente saprófagas, desarrollándose sobre humus y materia vegetal en descomposición, aunque también se las ha observado depredando larvas del díptero *Tipula paludosa* Meigen (GRIFFITHS *et al.*, 1984).

Material estudiado: 2 h.

Localidades: MEc1, SRg1.

Meses: Octubre.

20. *Phaonia valida* (Harris, 1780)

Distribución: Paleártica (GREGOR *et al.*, 2002).

Biología: Larvas saprófagas, generalmente se desarrollan en suelos boscosos y bajo capas de musgo (GREGOR *et al.*, 2002).

Material estudiado: 3 h.

Localidades: MEa2, MEa3, SEg2.

Meses: Octubre, noviembre.

3.1.5 – Familia PIOPHILIDAE

La familia Piophilidae es la quinta familia con mayor número de ejemplares capturados, representando aproximadamente el 5% de los dípteros inventariados (Figura 3.1). Se han identificado un total de 8 especies, aunque claramente la especie dominante es *Prochyliza nigrimana* (Figura 3.2), que supone aproximadamente el 94% de todos

los ejemplares capturados para esta familia (Figura 3.6).

Los Piophilidae son una familia de hábitos principalmente sarcosaprófagos, en concreto las larvas de las especies de la tribu Piophilini se desarrollan fundamentalmente sobre carroña en estados de descomposición avanzada y alimentos con alto contenido en proteínas (McALPINE, 1977; STUBBS & CHANDLER, 2001) y son frecuentemente citadas por su interés en estudios sobre sucesión de insectos en cadáveres (TULLIS & GOFF, 1987; OLIVA, 1997; MARCHENKO, 2001). De hecho, la especie cosmopolita *Piophila casei* (Linnaeus), considerada como una importante plaga en la industria alimentaria y ocasionalmente causante de miasis (SALEH & EL SIBAE, 1993), es también una de las especies más comúnmente destacadas en entomología forense debido a su biología estrechamente relacionada con la actividad humana y a su atracción por estados de descomposición más avanzados (BENECKE, 1998, SUKONTASON *et al.*, 2001).

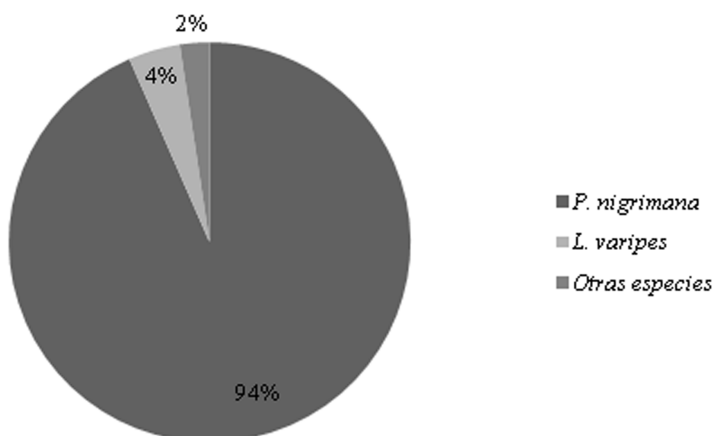


Figura 3.6. Porcentaje de capturas de las especies de la familia Piophilidae.

A pesar de ser una familia con especies claramente necrófagas y de interés forense, en la Península Ibérica escasean las citas de capturas de Piophilidae asociadas a carroña, y en todo caso siempre son menores que las de otras familias de hábitos sarcosaprófagos, como los Calliphoridae, Muscidae o Sarcophagidae. CASTILLO MIRALBES (2002), que realizó su estudio en un ambiente rural, incluye entre sus capturas las especies *Piophila casei*, *Prochyliza nigrimana* y *Stearibia nigriceps*, aunque no ofrece cifras ni porcentajes de capturas. ROMERO PALANCO *et al.* (2006) citan también la presencia de *P.*

casei sobre carroña en la provincia de Cádiz. En Portugal, PRADO E CASTRO & GARCÍA (2010) citan numerosos ejemplares de *S. nigriceps*, y también capturaron individuos de *Liopiophila varipes*, *P. casei*, *P. nigrimana* y *Protopiophila latipes*. MARTÍN-VEGA *et al.* (2011), en un estudio de sucesión realizado en un área periurbana en la provincia de Madrid, dan cuenta de la captura de numerosos ejemplares de *P. casei* y *Piophila megastigmata*, además de citar la presencia eventual de *P. nigrimana*, *S. nigriceps* y *Centrophlebomyia furcata* (Fabricius) (GÓMEZ-GÓMEZ *et al.*, 2009). Por último, CARLES-TOLRÁ (2001) capturó también varias especies de Piophilidae, incluyendo varias de las presentes en este estudio, mediante el uso de varios tipos de carroña y materia orgánica en descomposición a modo de cebo.

A continuación se ofrecen los datos de las capturas de especies de Piophilidae realizadas, señalando el número de machos (m) y hembras (h) identificados, así como las localidades y meses en que fueron capturados. Se indica, además del material estudiado, una breve información sobre la distribución geográfica y la biología de cada especie capturada. Para la identificación de los ejemplares se han seguido las claves y la clasificación propuestas por McALPINE (1977, 1978).

Subfamilia Piophilinae

Tribu Mycetaulini

***Mycetaulus* Loew, 1845**

1. *Mycetaulus bipunctatus* (Fallén, 1823)

Distribución: Holártica (ZUSKA & LAŠTOVKA, 1965).

Biología: Se trata de una especie asinantrópica. Las larvas se desarrollan en hongos, madera en descomposición, nidos de aves y, probablemente, también en carroña (ZUSKA & LAŠTOVKA, 1965).

Material estudiado: 2 m, 2 h.

Localidades: SEg1, OPg1, OPg3.

Meses: Julio, septiembre.

Tribu Phiophilini

Liopiophila* Duda, 1924*2. *Liopiophila varipes* (Meigen, 1830)**

Distribución: Holártica (McALPINE, 1977).

Biología: Es una especie hemisinantrópica, encontrándose con frecuencia en la naturaleza pero también asociada al hombre (ZUSKA & LAŠTOVKA, 1965). Las larvas se desarrollan en carroña y huesos de animales (McALPINE, 1977), con preferencia por los estados de descomposición avanzados (BONDURIANSKY & BROOKS, 1999).

Material estudiado: 33 m, 14 h.

Localidades: SEg1, SRg1, SRg2, OPg1, OPg2.

Meses: Junio, julio, agosto, abril.

Piophila* Fallén, 1810*3. *Piophila megastigamata* McAlpine, 1978**

Distribución: Su distribución conocida se limitaba a la región Afrotropical, y, más concretamente, a Sudáfrica (McALPINE, 1978), sin haber sido citada en más lugares. Estas capturas suponen, por tanto, la primera cita de la especie en la región Paleártica, y abren el interrogante sobre su rango de distribución real (MARTÍN-VEGA *et al.*, 2011).

Biología: Ha sido capturada sobre cadáveres de grandes mamíferos, donde coexiste con la especie cosmopolita *Piophila casei* (Linnaeus) (BRAACK, 1987; MARTÍN-VEGA *et al.*, 2011). Aunque parece compartir preferencias alimenticias con *P. casei*, se ha propuesto que *P. megastigmata* podría ser una especie asinantrópica (McALPINE, 1978). Sin embargo, las recientes capturas de esta especie en un área periurbana del centro de España sugieren lo contrario (MARTÍN-VEGA *et al.*, 2011).

Material estudiado: 3 m, 1 h.

Localidades: MEc1, MEa3, SEg2, SRg1.

Meses: Julio.

***Prochyliza* Walker, 1849**

4. *Prochyliza nigricornis* (Meigen, 1826)

Distribución: Paleártica, se trata de una especie poco común, citada sólo de algunos países del centro de Europa. Los ejemplares capturados en este estudio suponen la primera cita de la especie para la Península Ibérica (MARTÍN-VEGA & BAZ, 2010b).

Biología: Es una especie prácticamente desconocida. Ha sido capturada sobre cadáveres de aves (STUKE, 2008) y de mamíferos (DUDA, 1924), así como en mataderos (ZUSKA & LAŠTOVKA, 1965).

Material estudiado: 6 m.

Localidades: SEg2, SRg3.

Meses: Febrero, abril.

5. *Prochyliza nigrimana* (Meigen, 1826)

Distribución: Holártica y neotropical (McALPINE, 1977).

Biología: Larvas fundamentalmente necrófagas, asociadas a la carroña animal. Se trata de una especie de hábitos ocasionalmente sinantrópicos (SÉGUY, 1934; ZUSKA & LAŠTOVKA, 1965).

Material estudiado: 546 m, 506 h.

Localidades: MEc1, MEc2, MEc3, MEy2, MEy3, MEa1, MEa2, MEa3, MEg1, MEg3, SEg1, SEg2, SEg3, SRg1, SRg2, SRg3, OPg1, OPg2, OPg3.

Meses: Junio, julio, agosto, septiembre, octubre, abril, mayo.

Protopiophila Duda, 1924

6. *Protopiophila latipes* (Meigen, 1838)

Distribución: Holártica (HARRISON, 1960).

Biología: Las larvas se desarrollan sobre carroña animal en estados de descomposición avanzados (BONDURIANSKY, 1995). Los adultos no presentan comportamiento sinantrópico, a pesar de mostrar atracción por productos de la industria alimentaria ricos en proteínas (ZUSKA & LAŠTOVKA, 1965).

Material estudiado: 2 m, 1 h.

Localidades: SRg1.

Meses: Julio.

***Stearibia* Lioy, 1864**

7. *Stearibia nigriceps* (Meigen, 1826)

Distribución: Holártica y neotropical (McALPINE, 1977).

Biología: Las larvas se desarrollan fundamentalmente sobre carroña animal (McALPINE, 1977), probablemente con preferencia por estados de descomposición intermedios (BONDURIANSKY & BROOKS, 1999).

Material estudiado: 3 m, 1 h.

Localidades: MEa1, SEg2, SRg1.

Meses: Julio, agosto, abril.

***Thyreophora* Meigen, 1803**

8. *Thyreophora cynophila* (Panzer, 1798)

Distribución: Paleártica, fue citada únicamente de Alemania, Francia y Austria. Esta especie se consideraba totalmente extinta desde mediados del siglo XIX (FONTAINE *et al.*, 2007). Las presentes capturas supondrían por tanto la primera cita de la especie para la Península Ibérica, además de invalidar obviamente su estatus de especie extinta (MARTÍN-VEGA *et al.*, 2010a). Sin embargo, simultáneamente, y de forma independiente, ha sido capturada también en la provincia de La Rioja (CARLES-TOLRÁ *et al.*, 2010).

Biología: De hábitos fundamentalmente necrófagos, se ha propuesto que las larvas podrían desarrollarse en la médula de los huesos de grandes mamíferos (MENIER, 2002; COURTNEY *et al.*, 2009).

Material estudiado: 4 m, 2 h.

Localidades: SEg2, SRg2.

Meses: Enero, febrero.

3.1.6 – Familia PLATYSTOMATIDAE

La familia Platystomatidae, con 24 ejemplares capturados pertenecientes a una única especie, representa menos del 1% de las capturas de dípteros (Tabla 3.1; Figura 3.1). A pesar de que CARLES-TOLRÁ (2001) considera a *Platystoma lugubre* una especie claramente coprófaga al haberla capturado con trampas cebadas con heces, tanto los adultos como las larvas de Platystomatidae han sido observados frecuentemente sobre la carroña, así como sobre caracoles muertos y sobre materia vegetal en descomposición (McALPINE, 1973; DHANG *et al.*, 2008).

A continuación se ofrecen los datos de las capturas de Platystomatidae realizadas, señalando el número de machos (m) y hembras (h) identificados, así como las localidades y meses en que fueron capturados. Se indica, además del material estudiado, una breve información sobre la distribución geográfica y la biología de la única especie capturada. La identificación de los ejemplares fue realizada por el Dr. Bernhard Merz, del Muséum d'Histoire Naturelle de Genève (Suiza).

Subfamilia Platystominae

Platystoma Meigen, 1803

1. *Platystoma lugubre* (Robineau-Desvoidy, 1830)

Distribución: Paleártica, ampliamente extendida en Europa y bastante común (SÉGUY, 1934; CARLES-TOLRÁ, 1992).

Biología: Larvas fundamentalmente saprófagas (PERRIS, 1856) y coprófagas (CARLES-TOLRÁ, 1992, 2001).

Material estudiado: 9 m, 15 h.

Localidades: MEc1, MEy2, MEa1, MEa2, SEg1, SEg2, SRg1, SRg3.

Meses: Junio, julio, agosto, septiembre.

3.1.7 – Familia SARCOPHAGIDAE

La familia Sarcophagidae representa aproximadamente el 7% del inventario (Figura 3.1), y es una de las familias representadas con un

mayor número de especies, habiéndose identificado 19 (Tabla 3.1). Sin embargo, a pesar de estar representada por un elevado número de especies, sólo cuatro de ellas suponen aproximadamente el 86% de los ejemplares capturados de la familia Sarcophagidae: *Sarcophaga argyrostoma* (aproximadamente el 30%), *Sarcophaga cultellata* (aproximadamente el 30 %), *Sarcophila latifrons* (aproximadamente el 16%) y *Sarcophaga lehmanni* (aproximadamente el 10%) (Figura 3.7). El 14% restante se reparte entre las otras 15 especies identificadas, suponiendo 7 de ellas (*Sarcophaga crassipalpis*, *Sarcophaga marshalli*, *Sarcophaga melanura*, *Sarcophaga amita*, *Sarcophaga belgiana*, *Sarcophaga hirticrus* y *Sarcophaga subulata*) menos del 1% de los ejemplares capturados.

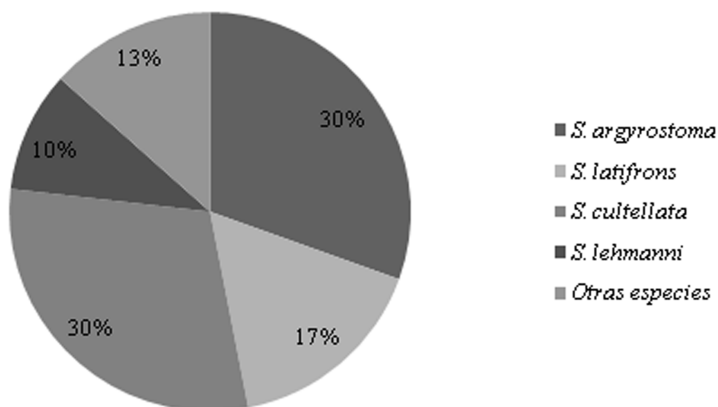


Figura 3.7. Porcentaje de capturas de las especies de la familia Sarcophagidae.

Estos resultados concuerdan con lo esperado, puesto que las especies de la familia Sarcophagidae, a pesar de ser señaladas por su interés en la entomología forense (TURNER, 1991) y aparecer sobre la carroña de forma regular, lo hacen siempre en menor número que los Calliphoridae (HANSKI & KUUSELA, 1977; MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 2000b), siendo además pocas las especies que tienen un papel realmente importante en el proceso de descomposición de un cadáver (POVOLNÝ Y VERVES, 1997). ROMERA *et al.* (2003), en su estudio sobre entomofauna necrófaga llevado a cabo durante un año en el sureste de la Península Ibérica, capturaron 13 especies diferentes de Sarcophagidae, aunque sólo cuatro de ellas supusieron algo más del 85% de las capturas. En ese mismo estudio, los Sarcophagidae representaron sólo el 7.3% de los dípteros capturados (ARNALDOS *et*

al., 2001). Por otra parte, MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.* (2005a), en un estudio sobre dípteros necrófagos llevado a cabo durante un año en ambientes insulares del sudeste de la Península Ibérica, capturaron 11 especies de Sarcophagidae, que sólo representaron un 9.25% de las capturas totales, y de las que sólo una o dos especies, dependiendo del medio estudiado, supusieron aproximadamente el 90% de todos los Sarcophagidae capturados. En otro estudio, realizado en ecosistemas de dehesa en la provincia de Salamanca, MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.* (2000b) capturaron 12 especies de sarcófagidos, que también supusieron una pequeña parte del total de dípteros capturados (MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 2000a). En un estudio de sucesión utilizando cadáveres de cerdo en Coimbra (Portugal), PRADO E CASTRO *et al.* (2010) capturaron 18 especies de dicha familia de dípteros, pero sólo seis de ellas supusieron cerca del 90% de los individuos capturados. Por último, CASTILLO MIRALBES (2002) en la provincia de Huesca, y ROMERO PALANCO *et al.* (2006), en la provincia de Cádiz, capturaron Sarcophagidae en menor proporción que Calliphoridae y Muscidae, aunque sin especificar el número ni el porcentaje de capturas.

En cuanto a su biología, los datos sobre Sarcophagidae continúan siendo escasos y dispersos, siendo inexistentes para algunas especies. Las dificultades que conlleva su identificación a nivel específico es probablemente una de las causas principales de esta falta de información (ROMERA *et al.*, 2003). Ecológicamente, se trata de un grupo muy diverso, comprendiendo desde especies de hábitos necrófagos a depredadores altamente especializados (PÉREZ MORENO, 2004). A grandes rasgos, sin embargo, se puede concretar una de las características comunes a todos los Sarcophagidae: la incubación de los huevos dentro del útero, lo que da lugar a que los huevos sean depositados con el primer estado larvario listo para eclosionar, o bien a un auténtico larviparismo, en el que la hembra deposita directamente la larva en su primer estado larvario, e incluso, en algunos casos, en el segundo estado larvario, tras haber sido nutrida por glándulas accesorias maternas (PAPE, 1987). Se ha propuesto que esta característica le da a las larvas de Sarcophagidae una ventaja en la explotación de cadáveres de pequeño tamaño puesto que suponen un recurso aún más efímero. Así, gran parte de las especies de esta familia podrían haberse especializado en la colonización de este tipo de carroña, frente a los cadáveres de gran tamaño, que serían explotados mayoritariamente por los Calliphoridae (HANSKI & KUUSELA, 1980; PAPE, 1987).

A continuación se ofrecen los datos de las capturas de espe-

cies de Sarcophagidae realizadas, señalando el número de machos (m) y hembras (h) identificados, así como las localidades y meses en que fueron capturados. Se indica, además del material estudiado, una breve información sobre la distribución geográfica y la biología de cada especie. Para la identificación de los ejemplares se han seguido las claves y la clasificación propuestas por BLACKITH *et al.* (1997), PERIS *et al.* (1994a, 1994b, 1994c, 1998, 1999) y POVOLNÝ (1999). El Dr. Thomas Pape, del Natural History Museum de Dinamarca, identificó los ejemplares de la especie *Wohlfahrtia magnifica* (Figura 3.2).

Subfamilia Paramacronychiinae

***Sarcophila* Rondani, 1856**

1. *Sarcophila latifrons* (Fallén, 1817)

Distribución: Paleártica, extendiéndose por gran parte de Europa hasta el este de Siberia (PAPE, 1987).

Biología: Las larvas presentan hábitos necrófagos (MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 2000b), desarrollándose en la carroña y sobre insectos de los órdenes Orthoptera, Coleoptera y Lepidoptera, aunque algunos autores cuestionan estos últimos casos (PAPE, 1987). Se han observado, además sobre caracoles de la especie *Cepaea nemoralis* (Linnaeus) (RICHÈT, 1990).

Material estudiado: 91 m, 162 h.

Localidades: MEc1, MEc2, MEc3, MEy1, MEy2, MEy3, MEa1, MEa2, MEa3, MEg1, MEg2, MEg3, SEg1, SEg2, SEg3, SRg1, SRg2, SRg3, OPg1.

Meses: Junio, julio, agosto, septiembre, octubre, marzo, abril.

***Wohlfahrtia* Brauer & Bergenstamm, 1889**

2. *Wohlfahrtia magnifica* (Schiner, 1862)

Distribución: Paleártica, aunque limitada a las latitudes más templadas de esta región (RUIZ MARTÍNEZ *et al.*, 1992).

Biología: Especie productora de miasis en ganado (RUIZ MARTÍNEZ & LECLERCQ, 1994), dotada de mecanismos estructurales altamente eficaces para el parasitismo (RUIZ MARTÍNEZ *et al.*, 1989). Se considera

asinantrópica, con baja densidad poblacional (MOHAMED & ABDEL-RAHMAN, 1986; RUIZ MARTÍNEZ *et al.*, 1992). MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.* (2000b) capturaron adultos de esta especie en trampas cebadas con heces y carroña.

Material estudiado: 1 m, 7 h.

Localidades: MEc3, MEa3, MEg1, OPg1.

Meses: Junio, agosto, septiembre, mayo.

Subfamilia Sarcophaginae

***Ravinia* Robineau-Desvoidy, 1863**

3. *Ravinia pernix* (Harris, 1780)

Distribución: Paleártica, ampliamente extendida, y oriental, en sus zonas templadas y subtropicales (PAPE, 1987).

Biología: Las larvas se desarrollan principalmente sobre heces humanas y de otros animales, actuando posiblemente como depredadoras facultativas. Han sido observadas sobre caracoles muertos y sobre insectos, aunque esto último no ha sido confirmado (PAPE, 1987). Los adultos son atraídos en bajas densidades por la carroña en los primeros días del proceso de descomposición (TANTAWI *et al.*, 1996).

Material estudiado: 37 m, 5 h.

Localidades: MEc1, MEc2, MEy1, MEy2, MEy3, MEa1, MEa2, MEa3, MEg1, MEg2, MEg3, SRg2, OPg1, OPg3.

Meses: Junio, julio, agosto, septiembre, octubre, noviembre, mayo.

***Sarcophaga* Meigen, 1826**

4. *Sarcophaga* (*Bellieriomima* Rohdendorf, 1937) *subulata* Pandellé, 1896

Distribución: Paleártica, limitada al continente europeo. Es una especie poco común (PAPE, 1987).

Biología: Las larvas han sido observadas sobre el lepidóptero *Lymantria dispar* (Linnaeus) (PAPE, 1987).

Material estudiado: 1 m.

Localidades: MEg2.

Meses: Julio.

5. ***Sarcophaga (Bercaea) Robineau-Desvoidy, 1863) africa***
(Wiedemann, 1824)

Distribución: Cosmopolita (PERIS *et al.*, 1999).

Biología: Las larvas son coprófagas y saprófagas, desarrollándose fundamentalmente en carroña, heces y basura. Se han registrado casos de miasis producidos por esta especie en Sudáfrica (MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 2000b). En cuanto a los adultos, las hembras tienen la capacidad de ser ovíparas y larvíparas (ROMERA *et al.*, 2003).

Material estudiado: 25 m, 11 h.

Localidades: MEc1, MEc2, MEc3, MEy2, MEa1, MEg1, SEg1, SEg2, SRg3.

Meses: Junio, julio, agosto, septiembre, octubre, abril, mayo.

6. ***Sarcophaga (Discachaeta) Enderlein, 1928) amita Rondani,***
1860

Distribución: Paleártica, con citas dispersas en varios países europeos (PERIS *et al.*, 1994c).

Biología: Las larvas son parásitas obligadas de gasterópodos terrestres, aunque se han capturado adultos sobre cadáveres de cerdo (PRADO E CASTRO *et al.*, 2010).

Material estudiado: 2 m.

Localidades: SEg1.

Meses: Julio.

7. ***Sarcophaga (Helicophagella) Enderlein, 1928) hirticrus***
Pandellé, 1896

Distribución: Paleártica, restringida al centro y sur de Europa y norte de África (PERIS *et al.*, 1994a).

Biología: Las larvas se desarrollan principalmente sobre caracoles del género *Helix* Linnaeus, aunque también se las ha encontrado sobre carroña (RICHÈT, 1990; ROMERA *et al.*, 2003; PÉREZ-MORENO *et al.*, 2006). POVOLNÝ *et al.* (1993) proponen que las larvas pueden ser además parcialmente coprófagas y depredar sobre otros insectos.

Material estudiado: 1 m.

Localidades: MEy3.

Meses: Julio.

8. *Sarcophaga (Helicophagella* Enderlein, 1928) *melanura* Meigen, 1826

Distribución: Holártica y oriental, aunque restringida en la región Neártica a las zonas más templadas (PAPE, 1987).

Biología: Las larvas se desarrollan en heces, basura y carroña, aunque también se han descrito sobre caracoles (PÉREZ-MORENO *et al.*, 2006). Puede causar miasis en algunas especies de aves y mamíferos (PAPE, 1987; BLACKITH *et al.*, 1997). Especie parcialmente sinantrópica (PERIS *et al.*, 1994a).

Material estudiado: 3 h.

Localidades: MEc1, MEc2.

Meses: Septiembre.

9. *Sarcophaga (Heteronychia* Brauer et Bergenstamm, 1889) *pandellei* (Rohdendorf, 1937)

Distribución: Paleártica, restringida a la cuenca del Mediterráneo (PERIS *et al.*, 1998).

Biología: No se ha encontrado información concreta sobre la biología de esta especie.

Material estudiado: 10 m.

Localidades: MEc1, MEa1.

Meses: Agosto, septiembre.

10. *Sarcophaga (Lyopigia) Enderlein, 1928) argyrostoma (Robineau-Desvoidy, 1830)*

Distribución: Prácticamente cosmopolita, citada en toda la región Paleártica, Sudáfrica, América y Oceanía (PERIS *et al.*, 1999).

Biología: Las larvas son necrófagas y depredadoras, alimentándose de larvas de coleópteros y lepidópteros y de pupas de ortópteros (PAPE, 1987). Se han observado también desarrollándose sobre varias especies de caracoles (RICHÈT, 1990) y pueden ser causantes de miasis (PÉREZ-ROMERO *et al.*, 2006). Los adultos, de marcado carácter sinantrópico, son atraídos por las heces y la carroña (ROMERA *et al.*, 2003).

Material estudiado: 90 m, 378 h.

Localidades: MEc1, MEc2, MEc3, MEy1, MEy2, MEy3, MEa1, MEa2, MEa3, MEg1, MEg2, MEg3, SEg1, SEg2, SEg3, SRg1, SRg2, SRg3, OPg1.

Meses: Junio, julio, agosto, septiembre, octubre, mayo.

11. *Sarcophaga (Liopygia) Enderlein, 1928) crassipalpis Macquart, 1839*

Distribución: Prácticamente cosmopolita: está presente en las regiones Paleártica y Oriental, en América, Oceanía y Sudáfrica (PERIS *et al.*, 1999).

Biología: Las larvas son fundamentalmente saprófagas y coprófagas, pudiendo parasitar ocasionalmente ortópteros (ROMERA *et al.*, 2003). Es una especie de marcado carácter sinantrópico (MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 2000b). Los adultos son atraídos por las heces y la carroña (MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 2000b; ROMERA *et al.*, 2003).

Material estudiado: 5 m.

Localidades: MEc1, MEy1, MEa1, MEa3.

Meses: Agosto, septiembre.

12. *Sarcophaga (Liopygia) Enderlein, 1928) cultellata Pandellé, 1896*

Distribución: Paleártica, restringida a la cuenca del Mediterráneo

(PERIS *et al.*, 1999).

Biología: Especie considerada asinantrópica (POVOLNÝ, 1971), aunque ha sido capturada sobre restos humanos (VELÁSQUEZ *et al.*, 2010). No existe apenas información sobre su biología. Los adultos son atraídos por las heces y la carroña (MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 2000b; ROMERA *et al.*, 2003).

Material estudiado: 63 m, 396 h.

Localidades: MEc1, MEc2, MEc3, MEy1, MEy2, MEy3, MEa1, MEa2, MEa3, MEg1, MEg2, MEg3, SEg1, SEg2, SEg3, OPg3.

Meses: Junio, julio, agosto, septiembre, octubre, noviembre, mayo.

13. *Sarcophaga (Liosarcophaga* Enderlein, 1928) *jacobsoni* (Rohdendorf, 1937)

Distribución: Paleártica (PERIS *et al.*, 1999).

Biología: Las larvas son necrófagas (ROHDENDORF & VERVES, 1978), pudiendo desarrollarse sobre insectos y caracoles muertos (RICHÈT, 1990). Los adultos, de marcado carácter sinantrópico, son atraídos por las heces y la carroña (MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 2000b; ROMERA *et al.*, 2003).

Material estudiado: 15 m.

Localidades: MEy1, MEy2, MEa2, MEa3, MEg1, SRg3, OPg3.

Meses: Junio, julio, agosto, septiembre, octubre.

14. *Sarcophaga (Liosarcophaga* Enderlein, 1928) *marshalli* Parker, 1923

Distribución: Paleártica, restringida a la zona más occidental de la cuenca del Mediterráneo (PERIS *et al.*, 1999; PÉREZ MORENO, 2004).

Biología: Apenas existen datos sobre la biología de esta especie. Considerada una especie de hábitos no sinantrópicos (POVOLNÝ, 1999), los adultos parecen ser atraídos por las heces y la carroña (MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 2000b; ROMERA *et al.*, 2003).

Material estudiado: 1 m, 3 h.

Localidades: MEc2, MEc3, SEg1.

Meses: Julio, agosto, septiembre, mayo.

15. *Sarcophaga (Liosarcophaga* Enderlein, 1928) *portschinskyi* (Rohdendorf, 1937)

Distribución: Paleártica (PERIS *et al.*, 1999).

Biología: Las larvas son saprófagas y coprófagas, pudiendo también depredar larvas de lepidópteros (ROHDENDORF & VERVES, 1978). Los adultos son atraídos por heces y carroña (MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 2000b).

Material estudiado: 28 m, 12 h.

Localidades: MEc1, MEc2, MEy3, MEa1, MEa2, MEa3, MEg1, MEg2, MEg3, SEg1, SEg2, SEg3, SRg1, SRg3, OPg1.

Meses: Julio, agosto, septiembre, abril.

16. *Sarcophaga (Liosarcophaga* Enderlein, 1928) *tibialis* Macquart, 1851

Distribución: Paleártica, restringida a la cuenca del Mediterráneo. Presente también en África Tropical y Madagascar (PERIS *et al.*, 1999).

Biología: Larvas necrófagas, alimentándose fundamentalmente de carroña (ABASA, 1972; ROMERA *et al.*, 2003), aunque también pueden ser parasitoides de ortópteros (POVOLNÝ & VERVES, 1997), desarrollarse sobre caracoles muertos y ser causantes de miasis (PÉREZ-MORENO *et al.*, 2006).

Material estudiado: 21 m, 3 h.

Localidades: MEc1, MEc3, MEy2, MEy3, MEa1, MEa2, MEa3, SRg1.

Meses: Julio, agosto, septiembre.

17. *Sarcophaga (Robineauella* Enderlein, 1928) *caerulescens* Zetterstedt, 1838

Distribución: Holártica y oriental (PAPE, 1987).

Biología: Las larvas son necrófagas, desarrollándose en la carroña (HANSKI & KUUSELA, 1980; PAPE, 1987), aunque pueden alimentarse también de pupas de lepidópteros (ROHENDORF & VERVES; PÉREZ-MORENO *et al.*, 2006).

Material estudiado: 5 m, 9 h.

Localidades: SEg2, SRg1, SRg2, SRg3.

Meses: Julio, agosto, septiembre.

18. *Sarcophaga (Sarcophaga Meigen, 1826) lehmanni Müller, 1922*

Distribución: Paleártica, con amplia distribución en Europa (PAPE, 1987).

Biología: Las larvas son necrófagas y depredadoras, alimentándose de oligoquetos terrestres. Los adultos son atraídos por las heces y la carne en descomposición (PAPE, 1987; MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 2000b).

Material estudiado: 41 m, 109 h.

Localidades: MEc1, MEc2, MEc3, MEy1, MEy2, MEy3, MEa1, MEa2, MEa3, MEg1, MEg2, MEg3, SEg1, SEg2, SEg3, SRg1, SRg2, SRg3.

Meses: Junio, julio, agosto, septiembre, octubre, noviembre, marzo, abril, mayo.

19. *Sarcophaga (Thyrsocnema Enderlein, 1928) belgiana (Lehrer, 1976)*

Distribución: Paleártica, restringida a la cuenca del Mediterráneo (PERIS *et al.*, 1994b).

Biología: No existe información sobre la biología de esta especie. MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.* (2000b) capturaron únicamente dos ejemplares muestreando con manga entomológica sobre heces de vacuno, mientras que PRADO E CASTRO *et al.* (2010) capturaron también dos ejemplares sobre cadáveres de cerdo.

Material estudiado: 1 m.

Localidades: MEg1.

Meses: Septiembre.

3.1.8 – Familia SCATHOPHAGIDAE

La familia Scathophagidae, representada en este estudio únicamente por la especie *Scathophaga stercoraria*, supone menos del 1% del total inventariado (Tabla 3.1; Figura 3.1). A pesar de estar claro el régimen coprófago de las larvas, varias especies de Scathophagidae han sido capturadas sobre carroña (HANSKI & NUORTEVA, 1975; HANSKI & KUUSELA, 1980; KENTNER & STREIT, 1990). En concreto, HANSKI & KUUSELA (1980) criaron numerosos individuos de la especie *Scathophaga suilla* (Fabricius) sobre hígado en descomposición, demostrándose así un rango alimenticio más amplio para esta familia. En cuanto a la Península Ibérica, ARNALDOS *et al.* (2004) capturaron Scathophagidae (sin identificar) sobre carroña, aunque sólo en la fase de descomposición activa del cebo utilizado (cadáveres de pollo) y en escaso número, mientras que CASTILLO MIRALBES (2002) capturó ejemplares de *S. stercoraria* sobre cadáveres de cerdo en diferentes estados de descomposición. MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.* (2000a) capturaron sin embargo Scathophagidae (sin identificar) sobre heces de ganado, pero no en trampas cebadas con carroña. Puede establecerse por tanto, a la luz de los resultados anteriores, que los Scathophagidae podrían explotar la carroña como medio para el desarrollo de sus larvas, si bien no es su medio preferente.

A continuación se ofrecen los datos de las capturas de Scathophagidae realizadas, señalando el número de machos (m) y hembras (h) identificados, así como las localidades y meses en que fueron capturados. Se indica, además del material estudiado, una breve información sobre la distribución geográfica y la biología de la única especie capturada. Para la identificación de los ejemplares se han seguido las claves y la clasificación propuestas por ŠIFNER (2003).

Scathophaga Meigen, 1803

1. *Scathophaga stercoraria* (Linnaeus, 1758)

Distribución: Prácticamente cosmopolita, ampliamente extendida y

sólo ausente en Australia (ŠIFNER, 2003).

Biología: Larvas muy abundantes en heces de ganado, donde actúan como depredadoras o se alimentan de las propias heces (PORTILLO RUBIO, 1978; ŠIFNER, 2003); aunque también han sido criadas sobre hígado (HANSKI & KUUSELA, 1980). Los adultos son depredadores, alimentándose de insectos y otros invertebrados (ŠIFNER, 2003). Por ello, son frecuentes alrededor de las flores y, por supuesto, sobre las heces, donde las hembras realizan la ovoposición (PORTILLO RUBIO, 1978).

Material estudiado: 61 m, 17 h.

Localidades: MEg3, SEg2, SEg3, SRg1, OPg1, OPg2, OPg3.

Meses: Junio, julio, agosto, abril, mayo.

3.1.9 – Familia SEPSIDAE

La familia Sepsidae, representada en este estudio únicamente por la especie *Sepsis fulgens*, supone menos del 1% del total inventariado (Tabla 3.1; Figura 3.1). Se trata de una familia de hábitos fundamentalmente coprófagos, aunque frecuentemente se cita en estudios sobre insectos asociados a carroña (ver por ejemplo BRAACK, 1987; TANTAWI *et al.*, 1996; GRASSBERGER & FRANK, 2004; TABOR *et al.*, 2004), a la que acuden generalmente atraídos por los olores del contenido intestinal del cadáver (BRAACK, 1987).

A continuación se ofrecen los datos de las capturas de Sepsidae realizadas, señalando el número de machos (m) y hembras (h) identificados, así como las localidades y meses en que fueron capturados. Se indica, además del material estudiado, una breve información sobre la distribución geográfica y la biología de la única especie capturada. Para la identificación de los ejemplares se han seguido las claves y la clasificación propuestas por SHTAKEL'BERG (1989).

Sepsis Fallén, 1810

1. *Sepsis fulgens* Meigen, 1826

Distribución: Paleártica, es una especie muy común y ampliamente extendida (SHTAKEL'BERG, 1989; PONT & MEIER, 2002).

Biología: Larvas fundamentalmente coprófagas. Los adultos se encuentran frecuentemente sobre las flores y la vegetación, y sobre todo sobre excrementos, donde los machos esperan a las hembras que acuden a ovopositar (PONT & MEIER, 2002).

Material estudiado: 4 m, 6 h.

Localidades: SEg2, SRg1, OPg1, OPg3.

Meses: Junio, julio, febrero, mayo.

3.1.10 – Familia TACHINIDAE

Quizá unos de los datos más interesantes sean los correspondientes a las capturas de individuos de la familia Tachinidae. A pesar de suponer únicamente menos del 1% del total de ejemplares inventariados (Figura 3.1), es la tercera familia con mayor número de especies representadas, 14, sólo por detrás de las familias Muscidae (representada con 20 especies) y Sarcophagidae (representada con 19 especies), y por delante de la familia Calliphoridae (11 especies representadas). Es un dato significativo si tenemos en cuenta el número de ejemplares capturados para cada especie de la familia Tachinidae (Tabla 3.1), pues la especie más numerosa, *Tachina magnicornis*, sólo cuenta con 20 individuos, y la mitad de las especies capturadas están representadas con un único ejemplar. Esta alta proporción de *singletons*, como se denomina a las especies que cuentan con un único individuo en todo el inventario (JIMÉNEZ-VALVERDE & HORTAL, 2003), además de poder provocar sobrestimas en el número de especies a la hora de evaluar la calidad de los inventarios (ver capítulo 4), podría hacer pensar que no se trata de especies necrófagas, y que por tanto su captura podría haber sido accidental. De hecho, la familia Tachinidae es conocida porque sus larvas se desarrollan como endoparásitos de insectos (y excepcionalmente de otros artrópodos, como arañas o escorpiones) (TSCHORSNIG & RICHTER, 1998), mientras que los adultos se alimentan fundamentalmente del néctar de las flores. A pesar de ello, los Tachinidae han sido capturados en numerosos estudios sobre insectos necrófagos (ver por ejemplo PAYNE, 1965; MCKINNERNEY, 1978; ANDERSON & VANLAHERHOVEN, 1996; CARVALHO *et al.*, 2000; MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 2005a; MARTÍNEZ *et al.*, 2007; GÓMEZ-GÓMEZ *et al.*, 2010), con una amplia variedad de especies documentadas.

A continuación se ofrecen los datos de las capturas de especies de Tachinidae realizadas, señalando el número de machos (m) y hembras (h) identificados, así como las localidades y meses en que fueron capturados. Se indica, además del material estudiado, una breve información sobre la distribución geográfica y la biología de cada especie capturada. La identificación de los ejemplares fue realizada por el Dr. Hans-Peter Tschorsnig, del Naturkundenmuseum de Stuttgart (Alemania).

Subfamilia Exoristinae

Tribu Goniini

***Bothria* Rondani, 1856**

1. *Bothria frontosa* (Meigen, 1824)

Distribución: Paleártica, restringida al continente europeo (TSCHORSNIG Y HERTING, 2001).

Biología: Especie parásita de *Noctua comes* Hübner y *Mesogona acetosellae* Denis et Schiffermuller (Lepidoptera, Noctuidae) (TSCHORSNIG & HERTING, 2001).

Material estudiado: 6 m, 1 h.

Localidades: SEg2, SEg3, SRg1, SRg2.

Meses: Abril.

***Gonia* Meigen, 1803**

2. *Gonia atra* Meigen, 1826

Distribución: Paleártica (PAPE, 2004).

Biología: Especie parásita de algunos lepidópteros de la familia Noctuidae (TSCHORSNIG, com. pers.).

Material estudiado: 1 m.

Localidades: MEy3.

Meses: Abril.

3. *Gonia bimaculta* Wiedemann, 1819

Distribución: Paleártica, restringida al sur de Europa (PAPE, 2004).

Biología: Especie parásita de varios lepidópteros de la familia Noctuidae, principalmente del género *Agrotis* Ochsenheimer (TSCHORSNIG, com. pers.).

Material estudiado: 1 m.

Localidades: MEc1.

Meses: Julio.

4. *Gonia ornata* Meigen, 1826

Distribución: Paleártica (TSCHORSNIG Y HERTING, 2001).

Biología: Especie parásita de lepidópteros de la familia Noctuidae, aunque también se ha observado sobre especies de las familias Lymantriidae, Lasiocampidae y Psychidae (TSCHORSNIG & HERTING, 2001).

Material estudiado: 2 m, 4 h.

Localidades: MEc1, MEy1, OPg1.

Meses: Febrero, marzo, abril.

5. *Gonia picea* (Robineau-Desvoidy, 1830)

Distribución: Paleártica (TSCHORSNIG & HERTING, 2001).

Biología: Especie parásita de *Cerapteryx graminis* Linnaeus (Lepidoptera, Noctuidae), así como de otras especies de la familia Noctuidae (TSCHORSNIG & HERTING, 2001).

Material estudiado: 1 h.

Localidades: SRg2.

Meses: Abril.

Pales Robineau-Desvoidy, 1830

6. *Pales pavida* (Meigen, 1824)

Distribución: Paleártica (TSCHORSNIG & HERTING, 2001).

Biología: Especie polífaga, parasita numerosas especies de Macrolepidoptera y algunas Microlepidoptera (TSCHORSNIG & HERTING, 2001).

Material estudiado: 1 m.

Localidades: MEc2.

Meses: Abril.

Subfamilia Tachininae

Tribu Linnaemyini

***Linnaemya* Robineau-Desvoidy, 1830**

7. *Lynnaemya vulpina* (Fallén, 1810)

Distribución: Paleártica (TSCHORSNIG & HERTING, 2001).

Biología: Parasita mayoritariamente la especie *Lycophotia poryphyrea* Schiffermuller (Lepidoptera, Noctuidae), pero también otras especies de Noctuidae (TSCHORSNIG & HERTING, 2001).

Material estudiado: 10 m, 1 h.

Localidades: MEa1, SEg1.

Meses: Junio, julio, agosto, mayo.

Tribu Tachinini

***Peleteria* Robineau-Desvoidy, 1830**

8. *Peleteria meridionalis* (Robineau-Desvoidy, 1830)

Distribución: Paleártica (PAPE, 2004).

Biología: Se desconocen su/s especie/s hospedador/as (TSCHORSNIG, com. pers.).

Material estudiado: 1 m.

Localidades: SRg2.

Meses: Abril.

9. *Peleteria rubescens* (Robineau-Desvoidy, 1830)

Distribución: Paleártica (Tschorsnig & Herting, 2001).

Biología: Especie parásita de lepidópteros de la familia Noctuidae, aunque ocasionalmente parasita a otras familias (Tschorsnig & Herting, 2001).

Material estudiado: 1 h.

Localidades: MEc1.

Meses: Junio.

10. *Peleteria varia* (Fabricius, 1794)

Distribución: Paleártica (Tschorsnig & Herting, 2001).

Biología: Se desconocen su/s especie/s hospedador/as (Tschorsnig, com. pers.).

Material estudiado: 1 h.

Localidades: SRg3.

Meses: Junio.

Tachina* Meigen, 1803*11. *Tachina* (*Echinogaster* Lioy, 1864) *praeceps* Meigen, 1824**

Distribución: Paleártica (Tschorsnig & Herting, 2001).

Biología: Especie parásita de *Euproctis chrysorrhoea* Linnaeus (Lepidoptera, Lymantriidae) y *Malacosoma* spp. (Lepidoptera, Lasiocampidae), ocasionalmente se la ha observado parasitando algunas especies de las familias Arctiidae, Noctuidae y Sphingidae (Tschorsnig & Herting, 2001).

Material estudiado: 10 h.

Localidades: SEg2, SRg1.

Meses: Junio, julio.

12. *Tachina (Eudoromyia Bezzi, 1906) casta (Rondani, 1859)*

Distribución: Paleártica (PAPE, 2004).

Biología: Se desconocen su/s especie/s hospedador/as (TSCHORSNIG, com. pers.).

Material estudiado: 2 h.

Localidades: MEc1, SRg1.

Meses: Septiembre, octubre.

13. *Tachina (Eudoromyia Bezzi, 1906) fera (Linnaeus, 1761)*

Distribución: Paleártica (TSCHORSNIG & HERTING, 2001).

Biología: Parasita numerosas especies de la familia Noctuidae (Lepidoptera) (TSCHORSNIG & HERTING, 2001).

Material estudiado: 1 m, 3 h.

Localidades: MEc1, MEc2, SRg2.

Meses: Julio, mayo.

14. *Tachina (Eudoromyia Bezzi, 1906) magnicornis (Zetterstedt, 1844)*

Distribución: Paleártica (TSCHORSNIG & HERTING, 2001).

Biología: Especie parásita de numerosos lepidópteros de la familia Noctuidae, aunque también ha sido citada parasitando a *Malacosoma* spp. (Lepidoptera, Lasiocampidae) (TSCHORSNIG & HERTING, 2001).

Material estudiado: 5 m, 15 h.

Localidades: MEc1, MEc2, SEg2, SRg2, OPg2.

Meses: Julio, agosto, abril, mayo.

3.1.11 – Familia ULIDIIDAE

La familia Ulidiidae, con 417 ejemplares capturados, representa

aproximadamente el 2% del inventario (Tabla 3.1; Figura 3.1). La mayor parte de los ejemplares, aproximadamente el 68%, pertenecen sin embargo a una única especie, *Herina gyrans* (Figura 3.2). El resto de las capturas de Ulidiidae corresponde a las especies *Physiphora alceae* (aproximadamente un 18%) y *Ulidia apicalis* (aproximadamente un 14%) (Figura 3.8).

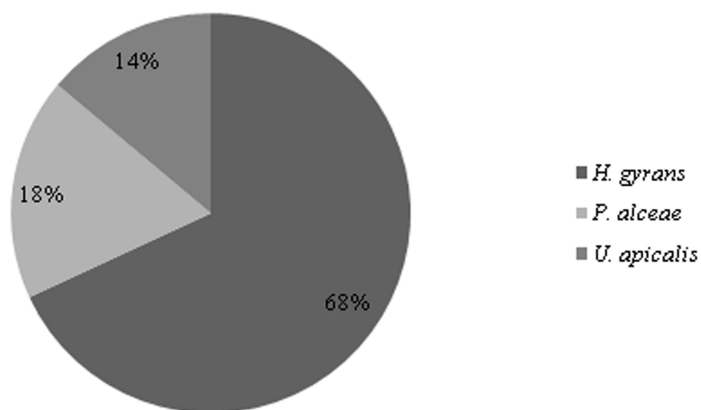


Figura 3.8. Porcentaje de capturas de las especies de la familia Ulidiidae.

A pesar de haberse propuesto que las larvas de esta familia podrían desarrollarse sobre heces y materia orgánica vegetal en descomposición (SÉGUY, 1934), su biología, así como los propios estados larvarios de la mayor parte de las especies de Ulidiidae, continúan siendo desconocidos. No abundan tampoco las menciones a esta familia en los estudios sobre insectos carroñeros, aunque algunos trabajos realizados en América del Sur citan distintas especies asociadas a cadáveres animales (CARVALHO & MELLO-PATIU, 2008). En Europa, HWANG & TURNER (2005) capturaron dos especies de Ulidiidae mediante trampas cebadas con hígado, obteniendo una de ellas (*Herina germinationis* (Rossi)) en elevada proporción en hábitats boscosos. Por otro lado, en la Península Ibérica CASTILLO MIRALBES (2002) capturó la especie *Physiphora alceae* sobre cadáveres de cerdo en diferentes estados de descomposición, y CARLES-TOLRÁ (2001) capturó esa misma especie, además de *Euxesta pechumani* Curran, utilizando trampas cebadas con distintos tipos de carroña, heces y materia orgánica en descomposición.

A continuación se ofrecen los datos de las capturas de Ulidi-

idae realizadas, señalando el número de machos (m) y hembras (h) identificados, así como las localidades y meses en que fueron capturados. Se indica, además del material estudiado, una breve información sobre la distribución geográfica y la biología de cada especie capturada. Para la identificación de los ejemplares se han seguido las claves y la clasificación propuestas por CHEN & KAMENEVA (2007, 2009), KAMENEVA (2007, 2008) y SÉGUY (1934). El Dr. Bernhard Merz, del Muséum d'Histoire Naturelle de Genève (Suiza) identificó los ejemplares de la especie *Herina gyrans*.

Subfamilia Otitinae

Tribu Otitini

***Herina* Robineau-Desvoidy, 1830**

1. *Herina gyrans* (Loew, 1864)

Distribución: Paleártica, con citas escasas y dispersas únicamente en la cuenca del Mediterráneo (KAMENEVA, 2007; CARLES-TOLRÁ & KAMENEVA, 2008).

Biología: No se ha encontrado información concreta sobre la biología de esta especie.

Material estudiado: 182 m, 102 h.

Localidades: MEc1, MEa1, MEa2, MEa3, MEg1, MEg2, MEg3, SEg1, SEg2, SEg3, SRg3.

Meses: Junio, julio, agosto, septiembre.

Subfamilia Ulidiinae

Tribu Ulidiini

***Physiphora* Fallén, 1810**

2. *Physiphora alceae* (Preyssler, 1791)

Distribución: Fundamentalmente paleártica, presente también en las regiones Oriental, Neotropical y Afrotropical (SÉGUY, 1951; KAMENEVA, 2008).

Biología: Las larvas se desarrollan sobre heces y materia orgánica

vegetal en descomposición (SÉGUY, 1951; CHEN & KAMENEVA, 2007).

Material estudiado: 38 m, 37 h.

Localidades: MEc1, MEc2, MEy1, MEy2, MEa1, MEa2, MEg2, MEg3, SEg2.

Meses: Junio, julio, agosto, septiembre.

3. *Ulidia apicalis* (Meigen, 1826)

Distribución: Paleártica, restringida a la cuenca del Mediterráneo (KAMENEVA, 2008).

Biología: No se conocen las fases larvarias (CHEN & KAMENEVA, 2009). Se ha propuesto que son coprófagas (SÉGUY, 1951), habiéndose capturado adultos sobre heces de ganado (PORTILLO RUBIO, 1977).

Material estudiado: 13 m, 45 h.

Localidades: MEc1, MEa1, MEa3, MEg3, SEg1.

Meses: Junio.

3.2 – LAS FAMILIAS NO IDENTIFICADAS

Además de los ejemplares identificados en el apartado interior, se capturaron otros ejemplares pertenecientes a diferentes familias que no pudieron ser identificados a nivel específico, y que, por tanto, no fueron incluidos en el apartado anterior. Entre las familias con ejemplares no identificados más abundantes en las capturas destacaron principalmente los Carnidae, Faniidae, Phoridae y Sphaeroceridae. En muchos casos, la falta de bibliografía adecuada y de claves de identificación, y, sobre todo, la compleja taxonomía de muchos grupos, impidieron realizar una identificación de los ejemplares más allá del nivel familia.

El ejemplo más claro de este problema se encuentra en la familia Phoridae. Se trata de una familia de hábitos muy variados: mientras los adultos suelen ser florícolas o depredadores (en el caso de algunas hembras del género *Megaselia* Rondani), las larvas de diferentes especies se han encontrado alimentándose de excrementos,

de carroña, de restos de artrópodos, de hongos, e incluso se han descrito especies con larvas depredadoras, parásitas o parasitoides (DISNEY, 1998). Esta variedad de regímenes tróficos está asociada con el elevado número de especies descritas para esta familia, no en vano se ha propuesto a la familia Phoridae como una de las principales candidatas a ser la familia de insectos más diversa del planeta (DISNEY, 1990a). Existen al menos 240 géneros y más de 3000 especies descritos para esta familia, perteneciendo aproximadamente la mitad de esas especies al género *Megaselia* (DISNEY, 1998). Además, resulta complejo establecer una clasificación adecuada para la familia y las clasificaciones propuestas no logran alcanzar el consenso (BROWN, 1992; DISNEY, 1990b; DISNEY, 1996). No es de extrañar, por tanto, que a pesar de que las especies de Phoridae son muy frecuentes sobre la carroña, lo que podría convertirlas en una herramienta muy útil en la entomología forense (ver por ejemplo BOONCHU, 2004; CAMPO-BASSO *et al.*, 2004; MANLOVE & DISNEY, 2008; MARTÍN-VEGA *et al.*, en prensa), la inmensa mayoría de los estudios sobre insectos carroñeros en los que se mencionan sus capturas no ofrecen identificaciones más allá del nivel de familia o de género (ver por ejemplo ARNALDOS *et al.*, 2004; HWANG & TURNER, 2005; MARTÍNEZ *et al.*, 2007; MATUSZEWSKI *et al.*, 2008).

Algo parecido ocurre con el resto de las familias no identificadas a nivel específico. La familia Fanniidae, por ejemplo, consta únicamente de tres géneros presentes en la región Paleártica, siendo el género *Fannia* Robineau-Desvoidy el más diverso, con al menos 105 especies descritas (PONT, 2000). Precisamente el género *Fannia* es citado en numerosos trabajos sobre insectos carroñeros, siendo además muy abundante en las capturas, aunque estas capturas frecuentemente quedan identificadas a nivel genérico (ver por ejemplo ARNALDOS *et al.*, 2004; MARTÍNEZ *et al.*, 2007; MATUSZEWSKI *et al.*, 2008). Por otro lado, la familia Carnidae presenta también una clasificación problemática y se piensa además que aún quedan numerosas especies sin describir depositadas en varias colecciones (PAPP, 1998b). A pesar de que los adultos de algunas especies de Carnidae son frecuentes sobre la carroña y otros tipos de materia orgánica en descomposición (PAPP, 1998b), sus citas en los estudios realizados sobre insectos sarcosaprófagos son escasas (ver por ejemplo TANTAWI *et al.*, 1996).

Respecto a la otra familia abundante en las capturas pero cuyos ejemplares no pudieron ser identificados a nivel específico, los

Sphaeroceridae, se trata una vez más de una familia con un elevado número de especies (ROHÁČEK, 1998), lo que dificulta en gran medida su identificación. Las larvas de Sphaeroceridae son frecuentes sobre distintos tipos de materia orgánica en descomposición, donde se alimentan de microorganismos descomponedores (BUCK, 1997; ROHÁČEK, 1998). Varias especies pueden completar su ciclo sobre la carroña, e incluso podrían ser de utilidad en entomología forense (DIRRIGL & GREENBERG, 1995), pero los problemas taxonómicos han conllevado que la composición de especies de Sphaeroceridae no haya sido determinada en la inmensa mayoría de los estudios sobre insectos sarcosaprófagos (BUCK, 1997), donde suelen quedar identificados nuevamente a nivel de familia o de género (ver por ejemplo ARNALDOS *et al.*, 2004; MARTÍNEZ *et al.*, 2007; MATUSZEWSKI *et al.*, 2008).

3.3 – LA IMPORTANCIA DE INVENTARIAR LA BIODIVERSIDAD: EL CASO EXCEPCIONAL DE LA FAMILIA PIOPHILIDAE

Tal y como se comentó en la introducción de este trabajo, existe un profundo desconocimiento sobre el número de especies que habita nuestro planeta, así como una gran falta de información sobre la biología o la distribución de muchas de ellas, por lo que un registro completo de la biodiversidad es un objetivo que los científicos llevan siglos intentando alcanzar (MARTÍN-ALBALADEJO, 2005). Paradójicamente, es entre los invertebrados, y concretamente entre los insectos, donde puede encontrarse el mayor número de especies, pero también donde el desconocimiento es mayor. Se describen multitud de especies de insectos, pero muchas de ellas son sólo conocidas por la serie y la localidad tipo (FONTAINE *et al.*, 2007). Son necesarios, por tanto, los inventarios faunísticos que permitan conocer el rango de distribución geográfica real de las especies. En el presente inventario se han citado por primera vez para la Península Ibérica tres especies de dípteros, perteneciendo curiosamente los tres a la familia Piophilidae (ver apartado 3.1.5). Como se verá a continuación, se trata de tres casos excepcionales y particularmente interesantes por diferentes motivos.

El primer caso es el de la especie *Piophila megastigmata* (Figura 3.9), descrita por McALPINE (1978) en la década de los

setenta, a partir de ejemplares capturados por BRAACK (1986) en un estudio sobre los insectos necrófagos del parque natural Kruger, en Sudáfrica. En la descripción original de la especie, McALPINE (1978) subrayó el interés del hallazgo de *P. megastigmata*, al tratarse de la única especie perteneciente al género *Piophila* Fallén junto con la famosa ‘mosca del queso’, *Piophila casei*. Mientras que *P. casei* es una especie cosmopolita, seguramente introducida por el hombre en todas las regiones geográficas, incluida la Antártica (EVENHUIS, 1989), debido a que está íntimamente ligada a la actividad humana (ZUSKA & LAŠTOVKA, 1965), *P. megastigmata* parecía tratarse de una especie endémica, no sinantrópica, cuya distribución estaría limitada a los ecosistemas naturales del sur de África (McALPINE, 1978). De hecho, *P. megastigmata* no volvió a ser capturada después de los trabajos de BRAACK (1986, 1987), que había encontrado la especie coexistiendo con *P. casei* sobre cadáveres de impalas. Dada la importancia económica de *P. casei* como causante de serios daños en la industria alimentaria (ZUSKA & LAŠTOVKA, 1965), pero también sanitaria, como posible transmisor de micropatógenos (CANDIDA & AGATINO, 2004) y productor de miasis (PÉREZ ÍÑIGO, 1971), el descubrimiento de una especie del mismo género, aparentemente con las mismas preferencias alimenticias, parecía de inusual interés (McALPINE, 1978). Sin embargo, la existencia de otra especie del género *Piophila* pasó bastante desapercibida.

Contra todo pronóstico, cuatro individuos de *P. megastigmata* fueron capturados en el presente estudio en distintas localidades del centro de la Península Ibérica (ver apartado 3.1.5). Los ejemplares fueron comparados con varios paratipos de la especie, depositados en las colecciones de la Canadian National Collection of Insects y del Natal Museum de Sudáfrica y amablemente prestados por sus respectivos conservadores. Además, la revisión del material capturado en un estudio realizado con la misma metodología en la localidad de Lozoya (Madrid) en el año 2003 reveló la existencia de otro ejemplar más, capturado a 1600 metros de altitud. Sin embargo, más sorprendente fue aún la revisión del material capturado en un estudio de sucesión sobre cadáveres de cerdo realizado en un área periurbana en la localidad de Alcalá de Henares (Madrid) al mismo tiempo que el presente estudio (MARTÍN-VEGA *et al.*, 2011). Dicha revisión reveló la existencia de 256 ejemplares de *P. megastigmata* que habían sido inicialmente identificados como *P. casei*, y que habían sido capturados en todas las estaciones del año, coexistiendo junto a individuos

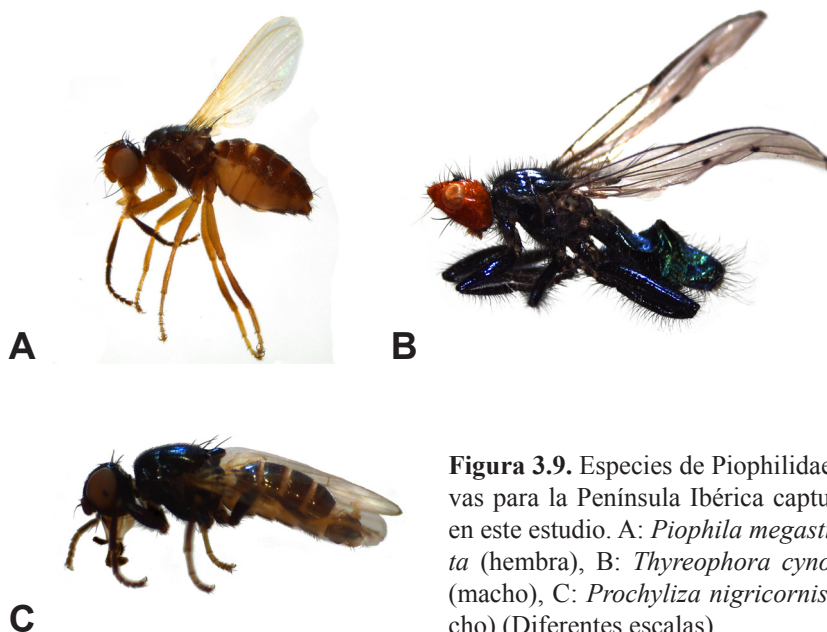


Figura 3.9. Especies de Piophilidae nuevas para la Península Ibérica capturadas en este estudio. A: *Piophila megastigmata* (hembra), B: *Thyreophora cynophila* (macho), C: *Prochyliza nigricornis* (macho) (Diferentes escalas).

de dicha especie. Este hallazgo tiene implicaciones importantes. En primer lugar, pone de manifiesto que la distribución geográfica actual de *P. megastigmata* es mucho mayor de lo que se pensaba en un principio, y abre el interrogante sobre cuál será su rango de distribución real. No sería de extrañar que la especie esté presente en muchos más países europeos, pero que haya sido confundida con *P. casei*, con la que comparte varios caracteres morfológicos (McALPINE, 1978). Una de las causas de un posible error podría consistir en que *P. megastigmata* fue descrita por McALPINE (1978) un año después de la publicación de su revisión sobre la familia Piophilidae (McALPINE, 1977), donde se incluyen claves de identificación para las especies en la que obviamente no está incluida esta última. Estas claves de identificación son las más utilizadas en los estudios sobre piofilidos, por lo que sería conveniente una puesta al día de las mismas para evitar errores de este tipo.

Por otro lado, el hallazgo de *P. megastigmata* en abundante número, coexistiendo con individuos de *P. casei* sobre cadáveres de cerdo en un entorno periurbano, obliga a tener en cuenta a esta especie desde el punto de vista de la entomología aplicada, donde *P. casei* es una especie de gran importancia, como ya se ha comentado.

Aunque McALPINE (1978) sugirió que *P. megastigmata* podría ser una especie no sinantrópica, el hecho de que aparezca en densidades elevadas junto a una especie claramente sinantrópica como *P. casei* en un hábitat periurbano, mientras que su número es escaso en las capturas realizadas en entornos naturales (ver apartado 3.1.5), hace pensar lo contrario. Es muy probable, además, que *P. megastigmata* haya sido introducida por el hombre en la región Paleártica, puesto que resultaría extraño que una especie asociada con la materia orgánica en descomposición y, al menos potencialmente, con la industria alimentaria hubiera pasado desapercibida durante tantos años. En este sentido, en los últimos años el calentamiento gradual del clima ha favorecido la expansión de determinadas especies de insectos necrófagos en las zonas templadas del hemisferio norte (TURCHETTO & VANIN, 2004, 2010), por lo que es muy probable que el rango de distribución de *P. megastigmata* se extienda en Europa. Además, *P. casei* es una especie frecuentemente utilizada como indicador forense en la entomología médico-legal, donde es particularmente útil para calcular el intervalo postmortem en casos en los que el cadáver se encuentra en un estado de descomposición avanzada (BENECKE, 1998). Por ello, es esencial una identificación cuidadosa de los especímenes recogidos en casos forenses, porque la existencia de diferencias en los patrones biológicos de *P. casei* y *P. megastigmata* podrían conllevar una aplicación errónea si las dos especies son confundidas. *Piophilina casei* y *P. megastigmata* presentan distintos patrones estacionales, siendo *P. megastigmata* más abundante que *P. casei* en otoño, estación en la que además llega antes a los cadáveres y persiste durante un mayor periodo de tiempo. En primavera, sin embargo, se observa el patrón contrario (MARTÍN-VEGA *et al.*, 2011). Aún no se conocen los estados inmaduros de *P. megastigmata*, ni si existen diferencias en la duración de su tiempo de desarrollo y ciclo de vida en comparación con *P. casei*. Son necesarios, por tanto, más estudios sobre la biología de *P. megastigmata*.

Otro hallazgo inesperado se produjo con la especie *Thyreophora cynophila* (Figura 3.9) (ver apartado 3.1.5), un piofilido de aspecto extraño y llamativo, conocido originalmente de varios países del centro de Europa (Alemania, Francia y Austria) pero que no había sido visto ni capturado desde 1849 (MARTÍN-VEGA *et al.*, 2010a). Hay que mencionar, sin embargo, que RÍOS (1902b), en sus observaciones sobre los insectos que acuden a los cadáveres, menciona la presencia de *T. cynophila*, argumentando que se aproximan en escaso número

a la carroña dispuesta al aire libre. Lamentablemente, Ríos (1902b) no ofrece ninguna información sobre la época del año ni el lugar en el que realizó dichas observaciones, aunque presumiblemente habría ocurrido en la provincia de Zaragoza, donde trabajó como catedrático de anatomía. Además, Ríos (1902b) concluye que, en su opinión, *T. cynophila* no interviene activamente en el proceso de descomposición de los cadáveres, y que sólo se aproxima a ellos eventualmente para libar los jugos. Por todo ello, la cita de Ríos (1902b) debe ser tomada con cautela, aunque a su favor hay que destacar que describe brevemente los caracteres morfológicos más llamativos de *T. cynophila*, que por otro lado son tan evidentes que hacen a esta especie inconfundible. La cita de Ríos (1902b) habría pasado inadvertida para los siguientes autores, incluida la revisión de las principales alusiones a *T. cynophila* en la literatura científica realizada por MARTÍN-VEGA *et al.* (2010a), o las notas sobre la fauna de insectos de interés médico-legal de BÁGUENA (1952), que destacaba que ninguna especie de la familia “Thyreophoridae” había sido hallada aún en España.

En cualquier caso, con estos antecedentes, numerosos autores consideraron que la especie se había extinguido, y de hecho fue incluida en una lista reciente de animales europeos totalmente extintos (FONTAINE *et al.*, 2007). Como posibles explicaciones a su ‘extinción’ se barajaron principalmente las mejoras en las condiciones de higiene y los cambios en la disposición de los cadáveres de ganado que siguieron a la Revolución Industrial, y que habrían privado a *T. cynophila* del sustrato necesario para su desarrollo, convirtiéndose así en el primer díptero erradicado por el hombre (COURTNEY *et al.*, 2009). Además, también podría haber contribuido la progresiva desaparición de grandes mamíferos herbívoros en los bosques europeos, así como de los lobos y otros grandes carnívoros que pudieran romper los huesos de aquellos para permitir el acceso de *T. cynophila* a la médula ósea, supuesto sustrato de desarrollo de las larvas (MENIER, 2002). En realidad, poco se sabe acerca la biología de esta especie. Las escasas observaciones de *T. cynophila* coincidían en que se trata de una especie con fenología invernal, activa durante los meses de enero y febrero, coincidiendo con el derretimiento de la nieve, y asociada con cadáveres de grandes mamíferos en estados de descomposición avanzada, preferentemente restos esqueléticos (ROBINEAU-DESVOIDY, 1830, 1842, 1849). Este patrón estacional es extremadamente inusual entre los insectos, aunque puede ofrecer algún tipo de ventaja en el caso de los insectos necrófagos (HAGVAR, 2010) (ver capítulo 5,

apartado 5.3.3). Además, existen referencias a la posibilidad de que *T. cynophila* sea una especie preferentemente crepuscular o nocturna, así como a la bioluminiscencia de su cabeza (ROBINEAU-DESVOIDY, 1830; MACQUART, 1835), algo que nunca ha sido comprobado, a pesar de tratarse de una característica tan destacada (OSTEN-SACKEN, 1878). Hay que señalar también que ORFILA & LESUEUR (1831) citaron la presencia de *T. cynophila* asociada con cadáveres humanos en Francia, hecho que llevó a MÉGNIN (1894) a incluir a dicha especie como componente de sus ‘escuadrones de la muerte’, concretamente de la ‘quinta escuadra’ de insectos, que teóricamente llegaría al cadáver durante la fermentación amoniacal de los tejidos. Debido a todo esto, *T. cynophila* alcanzó un estatus casi mítico entre la comunidad entomológica, y diferentes autores se hicieron eco de tan peculiar especie y de su aparente extinción (ver MARTÍN-VEGA *et al.*, 2010a, para una revisión).

Afortunadamente, *T. cynophila* no estaba extinta. Ciento sesenta años después de su aparente desaparición, fue capturada en dos localidades del centro de la Península Ibérica durante el presente estudio (ver apartado 3.1.5) y, sorprendentemente, otro equipo la capturó también de forma independiente en la provincia de La Rioja, al norte de España (CARLES-TOLRÁ *et al.*, 2010). Ambos hallazgos se producen en lugares bastante alejados de la zona de distribución conocida de la especie, y sugieren por tanto un rango de distribución mucho más amplio. Es más, durante una revisión de los escasos ejemplares de *T. cynophila* conservados hoy en día en los principales museos de historia natural se descubrió un antiguo espécimen sin fecha, procedente de Argelia (MARTÍN-VEGA *et al.*, 2010a). Ya SACK (1939), en una revisión sobre los Thyreophorina paleárticos, sugirió que *T. cynophila* era una especie rara en el centro y sur de Europa, aunque aparentemente más común en el sur. Lamentablemente, no ofreció ninguna evidencia que apoyara esta aseveración, y por lo tanto fue ignorada por los autores posteriores. En cualquier caso, el hallazgo de *T. cynophila* en la Península Ibérica y la posibilidad de que también esté presente en Argelia, junto con los recientes hallazgos de las otras especies de Thyreophorina en distintas áreas de la cuenca del Mediterráneo (ver MARTÍN-VEGA *et al.*, 2010a, para una revisión), ponen de manifiesto que este grupo de especies no parece particularmente raro en dicha subregión, al tiempo que reabre el debate sobre el grado de conocimiento acerca de la extinción en los insectos. El número de extinciones de insectos estimadas es del orden de aproxi-

madamente mil veces más que el de extinciones documentadas, lo que indica que un gran número de dichas extinciones en dicho grupo de animales están pasando inadvertidas (DUNN, 2005). Uno de los motivos alegados es que la mayoría de los modelos teóricos utilizados para investigar las extinciones y la conservación de especies están basados en estudios sobre grandes vertebrados y plantas, pero las distribuciones básicas de los insectos son muy diferentes (MAWDSLEY & STORK, 1995), por lo que suele ser complicado evaluar su estado de conservación y documentar las extinciones en este grupo de animales. Paradójicamente, un caso como el de *T. cynophila*, en el que la extinción de la especie parecía bien documentada, ha resultado ser en realidad una falta de conocimiento de la distribución real de dicha especie. Este es uno de los problemas principales a la hora de tomar medidas para la conservación de los insectos, en muchos casos no se conoce la distribución real de las especies, siendo incluso frecuentes aquellas especies conocidas únicamente por los ejemplares y la localidad tipo (FONTAINE *et al.*, 2007). Un problema añadido es la falta de interés y de personal dedicado a la taxonomía (MARTÍN-ALBALADEJO, 2005), por lo que en muchas colecciones queda abundante material sin identificar que podría ofrecer datos valiosos sobre la distribución de determinadas especies. Una prueba es precisamente *T. cynophila*, no sólo por el ejemplar de museo originario de Argelia recientemente descubierto (MARTÍN-VEGA *et al.*, 2010a), sino también por la presencia de la especie en Austria, que fue también citada a partir de ejemplares depositados en el Naturhistorisches Museum de Viena (SCHINER, 1862). Curiosamente, recientemente se han citado por primera vez para Austria otras tres especies de piofilidos, a partir de ejemplares depositados hace más de un siglo en la colección del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (MARTÍN-VEGA *et al.*, 2010b).

El redescubrimiento de *T. cynophila* suscita algunas preocupaciones sobre la futura conservación de la especie, haciendo necesario detectar las posibles amenazas y tomar medidas que aseguren la viabilidad de sus poblaciones. En este sentido, sería deseable incluir a esta especie en el Listado de Especies Silvestres en Régimen de Protección Oficial y en el Catálogo Español de Especies Amenazadas, al menos hasta que se disponga de más datos sobre el estado de sus poblaciones, con el objetivo de regular la captura indiscriminada por parte de los coleccionistas de insectos, una de las principales amenazas en lo que concierne a la especie de insectos

redescubiertas (PRIDDEL *et al.*, 2003). Una solicitud a este respecto ha sido enviada al Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino, encargado de gestionar dichos catálogos. Por otro lado, es esencial también una correcta protección del hábitat, aunque en este caso, afortunadamente, las poblaciones descubiertas se encuentran dentro de los límites del futuro Parque Nacional de Guadarrama. Por último, teniendo en cuenta los particulares requerimientos tróficos de *T. cynophila*, es esencial garantizar un suministro adecuado y continuo de alimento. Esto implica el mantenimiento de ganado tradicional en el área y evitar retirar sus cadáveres del campo, algo por otro lado común a partir de la crisis de la encefalopatía bovina espongiiforme en Europa, que ya ha causado una reducción significativa en el número de aves carroñeras en España (TELLA, 2001), y que podría afectar también a otras especies carroñeras que mantengan pequeños tamaños de población y unos requerimientos tróficos muy estrictos, como es el caso de *T. cynophila*. No debe olvidarse que, además de la indudable importancia de esta especie en los procesos de descomposición y reciclaje de la materia orgánica, *T. cynophila* presenta una fenología y unos hábitos tan inusuales entre los insectos necrófagos que la convierten en un potencial indicador forense único y tremendamente útil, y que la presencia de la especie podría ser también utilizada como indicador ambiental de la existencia de grandes mamíferos y por tanto de la buena salud de determinados ecosistemas. En definitiva, conocer y estudiar la sostenibilidad de las poblaciones descubiertas es imprescindible para planear medidas de conservación efectivas (LADLE *et al.*, 2009) y evitar que esta especie vuelva a desaparecer otra vez.

Finalmente, la captura de la especie *Prochyliza nigricornis* (Figura 3.9), también nueva para la fauna ibérica (ver apartado 3.1.5), podría parecer en principio menos significativa, aunque evidentemente también tiene su interés. *Prochyliza nigricornis* es una especie de biología prácticamente desconocida, sobre la que existe muy poca información disponible (ZUSKA & LAŠTOVKA, 1965; MARTÍN-VEGA & BAZ, 2010b). Hasta el momento había sido capturada en Alemania, Eslovaquia, Holanda, Reino Unido, República Checa y Suiza, siempre en pequeño número y asociada generalmente con cadáveres de animales o con la industria alimentaria (MARTÍN-VEGA & BAZ, 2010b). Consciente de la rareza de la especie, MERZ (1996) sugirió que quizá las mejores condiciones de higiene actuales, que habían sido señaladas también como responsables de la ‘extinción’

de *T. cynophila*, podrían ser la causa de las escasas citas de *P. nigricornis*, que tendría por tanto una menor disponibilidad de alimento. Por otro lado, STEYSKAL (1968), consciente de la existencia de individuos con coloración clara y coloración oscura en una especie próxima, *Prochyliza nigrimana*, ampliamente extendida en Europa, especuló con la posibilidad de que *P. nigricornis* no fuese en realidad más que una variante extrema de *P. nigrimana*, dado que la descripción original de MEIGEN (1826) es muy breve y sólo parece poner de manifiesto diferencias de color entre ambas especies, una impresión que también puede extraerse al consultar la clave de identificación para las especies del género *Prochyliza* Walker propuesta por McALPINE (1977). La posibilidad de sinonimizar ambas especies fue considerada por varios autores posteriormente (ver por ejemplo MERZ, 1996; OZEROV, 2004), aunque otros autores han mencionado que las diferencias entre ambas especies no se limitaban únicamente a la coloración, sino que también afectaban a la morfología de la cabeza y del escutelo (ZUSKA & LAŠTOVKA, 1965; MERZ, 1996; STUBBS & CHANDLER, 2001). En el presente estudio se capturaron las dos especies, *P. nigricornis* y *P. nigrimana* (ver apartado 3.1.5), por lo que se ha podido estudiar con detenimiento especímenes de ambas con el objetivo de aclarar en lo posible esta controversia. En el caso de *P. nigrimana*, se capturaron además individuos pertenecientes a las dos variantes de color, es decir, formas claras y formas oscuras, y se ha encontrado que existe una distribución estacional y altitudinal de ambos morfotipos (MARTÍN-VEGA & BAZ, 2011) (ver capítulo 5, apartado 5.3.5). En todo caso, las formas oscuras de *P. nigrimana* fueron claramente distinguibles de los individuos identificados como *P. nigricornis*, con los que además coexistieron en el tiempo (ver apartado 3.1.5). Los ejemplares capturados de *P. nigricornis* son en todo caso de coloración aún más oscura que las formas oscuras de *P. nigrimana*, presentando además el primer par de coxas, las mejillas y las antenas completamente oscurecidas, tal y como apuntaba McALPINE (1977) en su clave de identificación. Unos caracteres de coloración que no se observan, sin embargo, en las formas oscuras de *P. nigrimana*. Además, la morfología de la cabeza es diferente en ambas especies, siendo más ancha posteriormente en el caso de *P. nigricornis*; y otro tanto ocurre con el escutelo, más convexo en el caso de *P. nigrimana*. Ambos caracteres ya habían sido señalados por MERZ (1996) y STUBBS & CHANDLER (2001) y por ZUSKA & LAŠTOVKA (1965), respectivamente. Hay que añadir que el cuerpo de *P. nigricornis* es en general más ancho y robusto que el de *P. nigrimana*, y

que los esternitos del abdomen de la primera presentan una forma claramente rectangular frente a la forma más redondeada de los esternitos de *P. nigrimana*. Por último, se estudiaron las genitalias de los machos de ambas especies, observándose diferencias en la forma de los procesos del aparato genital. Por todo ello, se sugiere que *P. nigricornis* y *P. nigrimana* deberían ser consideradas especies diferentes. En todo caso, es necesario estudiar en un futuro los tipos originales descritos por MEIGEN (1826), con el fin de asegurar que describió ambas especies y no los dos morfotipos de *P. nigrimana*, e intentar resolver así este antiguo problema taxonómico.

3.4 – LA PRESENCIA DE ESPECIES NO NECRÓFAGAS EN EL INVENTARIO

Tal y como se ha podido comprobar al exponer algunos datos sobre la biología de las especies inventariadas, son pocas las especies de dípteros que puedan ser consideradas estrictamente carroñeras, y muchas las que son consideradas saprófagas en sentido amplio, con atracción por diversos tipos de materia orgánica en descomposición. Por ejemplo, mientras que varias especies de Calliphoridae, Sarcophagidae y Piophilidae pueden ser consideradas necrófagas tanto en sus estados larvarios como en su fase adulta, para muchas especies de Muscidae no es posible hablar de una categoría trófica dominante, puesto que las larvas se desarrollan tanto sobre heces como sobre carroña, mientras que los adultos parecen preferir los tejidos musculares y sus fluidos (BRAACK, 1987).

Debe recordarse que la carroña supone no sólo un recurso efímero sino también un hábitat en sí misma, en el que pueden encontrarse diferentes especies de artrópodos que interactúan mediante diferentes relaciones tróficas y de competencia (LECLERCQ, 1978; BRAACK, 1987). En este sentido, hay que recordar también que, junto a insectos necrófagos, necrófilos y aquellos que son considerados oportunistas o accidentales, la carroña también es visitada por multitud de insectos saprófagos que se alimentan de los tejidos del cadáver y sus fluidos, pero que no suelen completar su ciclo de vida sobre el mismo (BAZ *et al.*, 2010b). Estas especies, más generalistas en el sentido de que pueden aprovechar distintos tipos de materia orgánica en descomposición, son las que pueden marcar la diferencia en la composición faunística a la hora de realizar un inventario de este tipo. Un

claro ejemplo puede encontrarse precisamente en la familia Muscidae, muy abundante en los estudios sobre entomofauna sarcosaprófaga pero con diferente composición y representación, como ha sido puesto de manifiesto en el apartado 3.1.4 de este capítulo, dependiendo no sólo de la zona geográfica, sino también del año de muestreo (MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 2000a). Sin embargo, quizá el caso más evidente es el de la familia Heleomyzidae, presente sólo en algunos trabajos sobre insectos carroñeros y con abundancias dispares, mientras que es una de las familias más numerosas en este estudio. Así, junto a la especie *Neoleria ruficeps*, considerada necrófaga, se han inventariado 6 especies pertenecientes a la subfamilia Suillinae, que en conjunto constituyen aproximadamente el 42% de todas las capturas de Heleomyzidae (ver figura 3.4). Las especies de la subfamilia Suillinae se alimentan preferentemente de hongos (KRIVOSHEINA, 2008), aunque los resultados de este y otros trabajos (HWANG & TURNER, 2005) parecen sugerir que también pueden explotar mayoritariamente otros recursos disponibles, como la carroña. Por otro lado, BAZ & CIFRIÁN (2007), en un estudio realizado en el Parque Natural “Hoces del río Riaza” (provincia de Segovia), utilizaron trampas cebadas idénticas a las de este trabajo, capturando también ejemplares de Heleomyzidae. En su caso, sin embargo, identificaron 3 especies de dicha familia, que sólo representaron aproximadamente el 4.5% del inventario de dípteros realizado, volviendo a poner de manifiesto la disparidad de resultados al estudiar la composición y abundancia de los insectos saprófagos sobre la carroña.

No hay que olvidar, además, el hecho de que la biología de muchas especies de dípteros continúa siendo desconocida. Existen varias especies de las familias Muscidae y Sarcophagidae sobre las que apenas se tiene más información que la de capturas eventuales de algunos adultos atraídos por heces o carroña (ver apartados 3.1.4 y 3.1.7), y se desconoce el motivo por el que las especies de Polleiniinae (familia Calliphoridae), mayoritariamente parásitas y depredadoras de oligoquetos terrestres, son atraídas por la carroña (BAZ *et al.*, 2007). Una familia con biología prácticamente desconocida es la familia Ulidiidae, de la que ni siquiera se han descrito las larvas de algunos de los géneros más comunes (CHEN & KAMENEVA, 2009). Las capturas en este y otros estudios similares (MONTEIRO-FILHO & PENNEREIRO, 1987; SOUZA & LINHARES, 1997) sugieren sin embargo que la carroña podría ser un recurso frecuentemente explotado por esta familia.

Por último, no pueden pasarse por alto los datos de capturas correspondientes a la familia Tachinidae. Como se explica en el apartado 3.1.10, los Tachinidae son endoparásitos de otros insectos durante su fase larvaria y se alimentan de néctar y jugos vegetales en su vida adulta. Sin embargo, han sido capturados en varios estudios sobre insectos sarcosaprófagos, y su atracción por la carroña ha sido comprobada mediante el uso de trampas cebadas y trampas control sin cebar, estando ausentes en estas últimas (GÓMEZ-GÓMEZ *et al.*, 2010). No existe aún, eso sí, una explicación satisfactoria para la atracción de los Tachinidae por la carroña. Queda claro que no se trata de insectos necrófilos que acudan atraídos por los olores de la carroña para encontrar allí a sus hospedadores, como ocurre en el caso de algunos Hymenoptera parasitoides (PAYNE, 1971), puesto que los insectos necrófagos no son hospedadores potenciales de los Tachinidae. En cambio, es probable que los Tachinidae acudan de forma eventual a la carroña para obtener un aporte nutritivo extra, lo que explicaría además el hecho de la gran diversidad de especies y la baja densidad de individuos capturados en este estudio, así como la diferente composición de especies capturadas en los distintos trabajos que citan ejemplares de Tachinidae asociados a carroña (GÓMEZ-GÓMEZ *et al.*, 2010). Varios grupos de insectos fitófagos, grupo trófico al que pertenecen los adultos de Tachinidae, utilizan la carroña como una fuente adicional de proteínas, dependiendo del grupo de insectos la forma en que este recurso es explotado (BAZ *et al.*, 2010b). Sin embargo, no está claro en qué modo podrían utilizar los Tachinidae este aporte nutritivo extra. Las hembras de Tachinidae obtienen el suficiente aporte proteínico para el desarrollo de los huevos durante su fase larvaria endoparásita (TSCHORSNIG, com. pers.), luego no parece probable que esta pudiera ser la razón. Además, machos y hembras son capturados por igual en las trampas cebadas con carroña (GÓMEZ-GÓMEZ *et al.*, 2010). Por otro lado, se ha propuesto que algunas especies de Lepidoptera de gran tamaño podrían encontrar en la carroña un aporte proteínico que compensase el elevado gasto energético realizado por los músculos durante el vuelo (HALL & WILLMOTT, 2000; HAMER *et al.*, 2006; BAZ *et al.*, 2010b). Esta es una hipótesis plausible para las especies de Tachinidae de gran tamaño, como las capturadas en este y otros trabajos, aunque difícilmente puede aplicarse a especies de pequeño tamaño capturadas en otros estudios (ver por ejemplo MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 2005a). De cualquier modo, son necesarios más estudios que resuelvan estas cuestiones. Por último, la ausencia de especies de Tachinidae en muchos trabajos sobre in-

sectos sarcosaprófagos, y la baja densidad de ejemplares capturados en aquellos estudios en los que esta familia sí está presente, indican que, en cualquier caso, los Tachinidae no desempeñan un papel importante en el proceso de descomposición de la carroña.

En conclusión, es innegable la presencia sobre la carroña de numerosas especies de dípteros consideradas coprófagas o saprófagas en amplio sentido (Heleomyzidae, Platystomatidae, Scathophagidae, Ulidiidae, varias especies de Muscidae, etc.), e incluso pertenecientes a grupos tróficos muy diferentes (Polleniinae, Tachinidae). También existe el caso contrario: especies necrófagas son capaces de aprovechar otros tipos de materia orgánica diferentes de la carroña (NORRIS, 1965; ROGNES, 1991a). Estos hechos ponen de manifiesto cómo las especies maximizan el aprovechamiento de un recurso disponible rico pero efímero, como es el caso de la carroña, y la gran variedad de especies implicadas en el proceso de descomposición y reciclaje de la materia orgánica.

3.5 – SEX-RATIO

El uso de cebos compuestos por carroña está ampliamente extendido en el estudio de los dípteros sarcosaprófagos, existiendo una gran variedad de trampas cebadas diseñadas para diferentes tipos de trabajos y muy efectivas (ver por ejemplo VOGT *et al.*, 1985a; SCHOENLY *et al.*, 1991; HWANG & TURNER, 2005, BAZ *et al.*, 2007). Al utilizar estas trampas se asume que las hembras en determinados estados del desarrollo ovárico son atraídas por la carroña en mayor número para obtener un aporte proteínico extra o para ovopositar, con lo que los sesgos a favor de las hembras en las capturas son esperados (HUGHES, 1974; AVANCINI & LINHARES, 1988).

Para comprobar si las diferentes familias y especies de dípteros sarcosaprófagos se comportan del mismo modo en relación con la atracción de ambos sexos por la carroña, se calculó la proporción de sexos (como el cociente entre el número de machos y el número de hembras capturados) y se realizó un test de Chi-cuadrado para las seis familias más abundantes en las capturas, así como para aquellas especies con más de cien ejemplares capturados. Los resultados se muestran en la tabla 3.2.

Familia	Especies	Machos	Hembras	Sex-ratio	χ^2	P
Calliphoridae		1835	7464	0.25	3407.42	<0.001
	<i>C. albiceps</i>	870	4027	0.22	2035.25	<0.001
	<i>C. vicina</i>	677	1732	0.39	462.02	<0.001
	<i>C. vomitoria</i>	229	789	0.29	308.05	<0.001
	<i>L. sericata</i>	52	442	0.12	307.89	<0.001
Muscidae		1829	5930	0.31	2167.57	<0.001
	<i>M. levida</i>	1568	3893	0.4	989.8	<0.001
	<i>M. prolapsa</i>	86	260	0.33	87.5	<0.001
	<i>M. stabulans</i>	57	252	0.23	123.05	<0.001
	<i>M. domestica</i>	94	692	0.14	454.96	<0.001
	<i>H. ignava</i>	12	316	0.04	281.75	<0.001
	<i>P. pallida</i>	5	288	0.02	273.34	<0.001
Sarcophagidae		438	1098	0.4	283.59	<0.001
	<i>S. argyrostoma</i>	90	378	0.24	177.23	<0.001
	<i>S. latifrons</i>	91	162	0.56	19.92	<0.001
	<i>S. cultellata</i>	63	396	0.16	241.58	<0.001
	<i>S. lehmanni</i>	41	109	0.38	30.82	<0.001
Piophilidae		599	527	1.13	4.60	n.s.
	<i>P. nigri-manana</i>	546	506	1.07	1.52	n.s.
Heleomyzidae		1093	781	1.4	51.94	<0.001
	<i>N. ruficeps</i>	495	250	1.98	80.5	<0.001
	<i>H. captiosa</i>	244	95	2.57	65.4	<0.001
	<i>S. bistrigata</i>	171	156	1.1	0.68	n.s.

Tabla 3.2. Sex-ratios de las familias y especies más abundantes del estudio (considerando como tales aquellas con más de cien ejemplares capturados).

Familia	Especie	Machos	Hembras	Sex-ratio	χ^2	P
Heleomyzidae	<i>S. nemo-rum</i>	100	137	0.73	5.77	n.s.
	<i>S. tuberip-erda</i>	35	73	0.47	13.3	<0.001
Ulidiidae		233	184	1.27	5.75	n.s.
	<i>H. gyrans</i>	182	102	1.78	22.53	<0.001

Tabla 3.2. (Continuación) Sex-ratios de las familias y especies más abundantes del estudio (considerando como tales aquellas con más de cien ejemplares capturados).

Tres de las familias consideradas (Calliphoridae, Muscidae y Sarcophagidae) presentaron un *sex-ratio* significativamente desviado a favor de las hembras (Tabla 3.2; Figura 3.10). Esta mayor proporción de hembras frente a machos en las capturas se puede observar también en las especies más abundantes en las capturas de dichas familias (Tabla 3.2; Figura 3.11). Estos resultados concuerdan con lo esperado, tal y como se apuntó antes. Así, en el caso de la familia Calliphoridae, generalmente dominante en las comunidades de dípteros necrófagos, la mayor atracción de las hembras por la carroña ha sido observada con independencia de la edad del cebo (VOGT & WOODBURN, 1994) o de las condiciones climáticas (VOGT *et al.*, 1985b). Además, las hembras de Calliphoridae grávidas y aquellas en los primeros estados del desarrollo ovárico presentan una mayor atracción por la carroña que el resto de hembras (HAYES *et al.*, 1999). Las hembras grávidas utilizan la carroña como sustrato para la ovoposición, mientras que las hembras en primeros estados del desarrollo ovárico acuden a la carroña para obtener un aporte proteínico necesario para la correcta maduración de los ovarios (AVANCINI & LINHARES, 1988; HAYES *et al.*, 1999).

Los sesgos significativos a favor de una mayor proporción de hembras en las capturas con trampas cebadas también han sido puestos de manifiesto en el caso de las familias Muscidae (VOGT *et al.*, 1985a) y Sarcophagidae (MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 2000b; ROMERA *et al.*, 2003). Sin embargo, ASPOAS (1994) capturó un mayor número de machos de Sarcophagidae que de hembras utilizando trampas cebadas con pescado. En este sentido, DODGE & SEAGO (1954) encontraron un *sex-ratio* desviado hacia las hembras en sus capturas de Sarcophagidae mediante el uso de trampas cebadas, aunque en el caso de algunas especies las capturas presentaron una mayor proporción de machos. Entre dichas especies con un sesgo en las capturas

a favor de los machos DODGE & SEAGO (1954) encontraron algunas pertenecientes al género *Ravinia* Robineau-Desvoidy. Precisamente, en el presente estudio, la especie *Ravinia pernix* (Harris) fue la única especie de Sarcophagidae con una proporción significativamente mayor de machos en las capturas ($\chi^2 = 24.381$; $P < 0.001$), aunque el número de ejemplares capturados fue menor de cien (Tabla 3.1), por lo que no se ha tenido en cuenta en este apartado (Tabla 3.2).

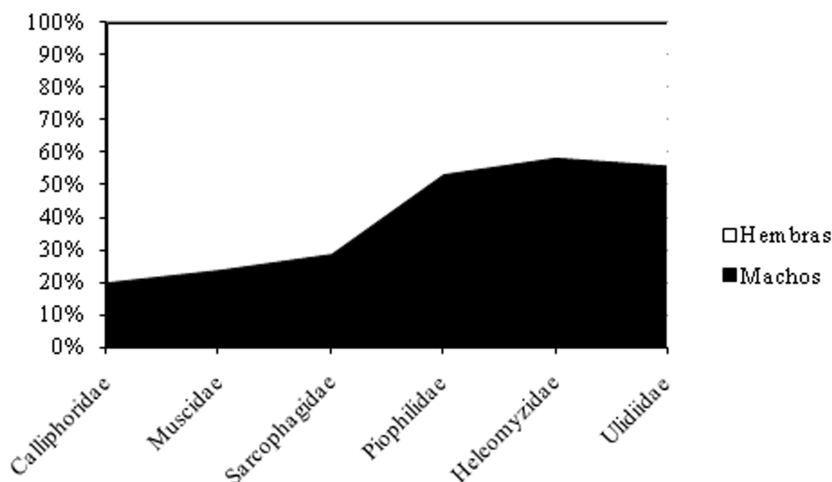


Figura 3.10. Porcentaje de machos (área negra) y hembras (área blanca) capturados para cada una de las familias más abundantes del estudio.

Se ha propuesto en varias ocasiones que las hembras de dípteros necrófagos son atraídas en mayor número a la carroña debido a un mayor desarrollo de sus receptores olfativos, que se sugiere podrían estar localizados en las sensillas de las antenas (GREENBERG, 1970; SHANBHAG *et al.*; 1999). SUKONTASON *et al.* (2004) no encontraron diferencias en la morfología y el número de los diferentes tipos de sensillas entre ambos sexos en distintas especies sarcosaprófagas de Calliphoridae, Muscidae y Sarcophagidae, aunque sí encontraron un mayor número de fosas sensoriales en las sensillas presentes en las antenas de hembras de determinadas especies de Calliphoridae y Sarcophagidae. Estas fosas sensoriales parecen funcionar como receptores olfativos (WASSERMAN & ITAGAKI, 2003) y se encuentran en elevado número en las hembras de Sarcophagidae (SLIFER & SEKHON, 1964), aunque son escasas en las especies de Muscidae (LEWIS, 1971; BAY & PITTS, 1976; BEEN *et al.*, 1988). En el caso de los Calliphoridae, las diferencias entre el número fosas sensoriales de machos y

hembras parecen ser menos acusadas, y en cualquier caso aparecen en un número sensiblemente menor que en el caso de los Sarcophagidae (SUKONTASON *et al.*, 2004). Esta diferencia en el número de fosas sensoriales en el caso de los Sarcophagidae podría suponer una mayor capacidad olfativa con respecto a otras familias, concediéndoles una ventaja en la detección de cadáveres en estados de descomposición más avanzados (SUKONTASON *et al.*, 2004), en los que los olores no son tan fuertes y la competencia con los Calliphoridae por la carroña no es tan intensa. Sin embargo las hembras de Calliphoridae, aunque muestran preferencia por los estados de descomposición iniciales, en los que los olores son más fuertes y fácilmente detectables, se caracterizan por ser capaces de detectar la existencia de carroña incluso a grandes distancias (BRAACK, 1981), lo que debería requerir también un gran desarrollo de los receptores olfativos.

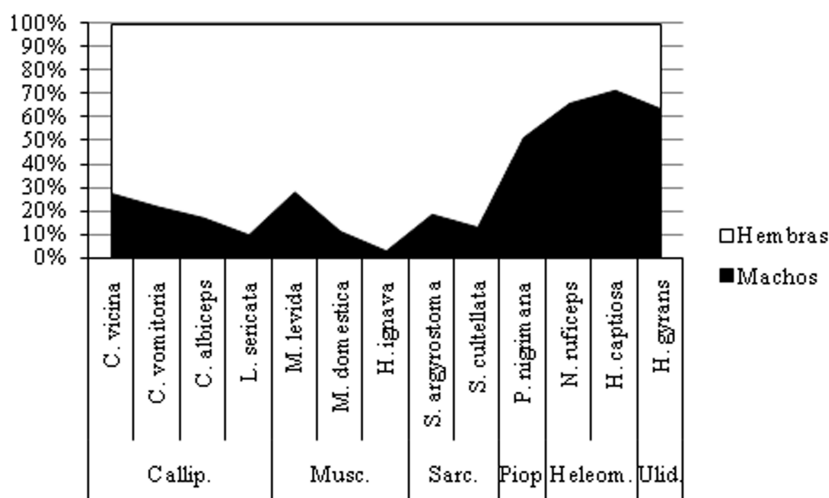


Figura 3.11. Porcentaje de machos (área negra) y hembras (área blanca) capturados para cada una de las especies más representativas de las familias más abundantes del estudio.

De cualquier modo, es evidente que en el caso de las familias dominantes en los estudios sobre dípteros sarcosaprófagos (Calliphoridae, Muscidae y Sarcophagidae) los machos son capturados en menor número que las hembras, pero esto no quiere decir que ellos no sean también atraídos por los olores de la carroña. Quizás la respuesta a esta desviación en el *sex-ratio* hay que buscarla no sólo en las posibles diferencias en el desarrollo de los receptores olfativos en ambos sexos, sino también en el comportamiento reproductivo de di-

chas familias. Así, se ha observado que los machos de Calliphoridae permanecen generalmente en los alrededores del cadáver (generalmente sobre los arbustos y hierbas altas cercanas) a la espera de poder interceptar alguna hembra sexualmente madura para fecundarla, sin que se observen apareamientos sobre la carroña (OMAR *et al.*, 1994). Este comportamiento podría darse también en las familias Muscidae y Sarcophagidae. En este sentido, DODGE & SEAGO (1954) capturaron un elevado porcentaje de hembras de Calliphoridae, Muscidae y Sarcophagidae mediante el uso de trampas cebadas con carroña, y varios machos y hembras *in copula* mediante el uso de mangas entomológicas en los alrededores de las trampas, lo que parece apoyar la idea de un comportamiento reproductivo similar en las tres familias.

También debido al comportamiento reproductivo parece explicarse el *sex-ratio* obtenido para la familia Piophilidae en general y para la especie *Prochyliza nigrimana* en particular, que representa la mayor parte de las capturas de dicha familia (Figura 3.6). Mientras que las otras familias de hábitos mayoritariamente carroñeros (Calliphoridae, Muscidae y Sarcophagidae) presentan un sesgo en las capturas claramente desviado a favor de las hembras, la familia Piophilidae no presenta diferencias significativas entre las proporciones de ambos sexos en las capturas (Tabla 3.2), observándose una proporción cercana al 1:1 (Figura 3.10). De hecho, machos y hembras de la familia Piophilidae son igualmente frecuentes sobre la carroña, existiendo algunos casos incluso en el que en las capturas se observa una proporción de machos significativamente mayor (BONDURIANSKY & BROOKS, 1999). La presencia de ambos sexos sobre la carroña se debe a al curioso comportamiento reproductivo de esta familia. Es sobre la carroña donde ocurre la cópula, y donde además los machos de algunas especies defienden pequeñas parcelas de territorio en las que cortejar a las hembras, a las que siguen, vigilan y protegen durante el proceso de ovoposición (BONDURIANSKY, 2003; FIEDLER *et al.*, 2008).

Por último, hay que destacar los *sex-ratios* observados en las capturas de las familias Heleomyzidae y Ulidiidae (Tabla 3.2). La familia Heleomyzidae presenta un sesgo representativo en las capturas a favor del número de machos (Figura 3.10), aunque si se observan los *sex-ratios* de las especies de dicha familia con más de 100 ejemplares capturados se puede observar cómo en tres de ellas (*Neoleria ruficeps*, *Heleomyza captiosa* y *Suillia tuberiperda*) se da esta misma tendencia, mientras que en las otras dos (*Suillia bistrigata* y *Suillia*

nemorum) las diferencias en el número de capturas para ambos sexos no son significativas (Tabla 3.2). FIEDLER *et al.* (2008) capturaron sobre carroña abundantes ejemplares de una especie sin identificar perteneciente al género *Neoleria*, que mostró una proporción significativamente mayor de machos que de hembras, atribuyendo esto al hecho de que los machos de dicha especie defendían pequeñas parcelas sobre la carroña en las que esperaban a las hembras que acudían al cadáver, un comportamiento similar al de ciertas especies de Piophilidae. Este tipo de comportamiento podría darse en más especies de Heleomyzidae, puesto que se trata de una familia de hábitos diversos pero poco conocidos (PAPP, 1998a). Por otro lado, el hecho de que otras especies de Heleomyzidae no presenten diferencias significativas entre la proporción de ambos sexos en las capturas corresponde al comportamiento típico de los insectos saprófagos, en los que machos y hembras acuden a alimentarse de distintos tipos de materia orgánica en descomposición, completando rara vez su ciclo de vida sobre la carroña (BAZ *et al.*, 2010b). Este argumento podría aplicarse igualmente a la familia Ulidiidae, de hábitos también saprófagos y que tampoco presenta diferencias significativas en el *sex-ratio* observado, aunque en el caso de la especie *H. gyrans* sí existe un sesgo a favor de los machos (Tabla 3.2). Dado que la biología de esta especie es desconocida (ver apartado 3.1.11), serían necesarios estudios y observaciones en profundidad para determinar a qué responde esta diferencia en las proporciones de ambos sexos.

Concluyendo, queda demostrado que no todas las especies de dípteros necrófagos presentan el mismo tipo de comportamiento respecto al uso de la carroña. Así, mientras en las familias Calliphoridae, Muscidae y Sarcophagidae son las hembras las que utilizan mayoritariamente este recurso como fuente de proteínas y sustrato para la ovoposición, las especies de la familia Piophilidae y algunas de la familia Heleomyzidae amplían su uso utilizándolo también como lugar en el que desarrollan diferentes comportamientos territoriales y reproductivos, dando mayor sentido aún al concepto de la carroña como pequeño ecosistema.

Capítulo 4

Riqueza y diversidad de especies

A la hora de plantearse el objetivo de conocer la diversidad biológica de una región determinada, inventariar el número total de especies que la habitan supone, sin lugar a dudas, la forma más clara e intuitiva de abordar dicha tarea. De hecho, es frecuente encontrarse con el concepto erróneo de tratar los términos biodiversidad y abundancia de especies como sinónimos. En este sentido, conviene tener claro que la diversidad de una región no sólo se mide en base al número de especies presentes, sino también a la abundancia relativa de las mismas (TOPA *et al.*, 2001). De cualquier modo, su condición de categoría “natural”, con unos límites habitualmente bien definidos y fácilmente reconocibles, convierte a la especie en la herramienta idónea en la que apoyar los estudios sobre biodiversidad y las medidas de conservación (DELIBES DE CASTRO, 2001). Por ello, la riqueza de especies (es decir, el número de especies presentes en una comunidad espacial y temporalmente homogénea) acaba siendo el parámetro más utilizado para medir la biodiversidad (GOTELLI & COLWELL, 2001; GONZÁLEZ-OREJA *et al.*, 2010).

4.1 – ESTIMAS DE LA RIQUEZA DE ESPECIES

A pesar de ser el objetivo principal en cualquier estudio de biodiversidad, inventariar la totalidad de especies presentes en una zona de estudio resulta prácticamente imposible. El problema con los inventarios basados en muestreos intensivos y repetidos es que, inde-

pendientemente del método y el número de unidades de muestreo utilizados, el resultado siempre consistirá en un pequeño número de especies con un gran número de individuos y un gran número de especies con un pequeño número de individuos inventariados (TOPA *et al.*, 2001). Este problema se acentúa, además, a la hora de trabajar con invertebrados, y, en concreto, con los denominados “grupos hiperdiversos pero pobremente conocidos” (COLWELL & CODDINGTON, 1994; JIMÉNEZ-VALVERDE & HORTAL, 2003). Es el caso de los insectos, grupo en el que existen multitud de especies conocidas únicamente por el holotipo y la localidad tipo (STORK, 1997; FONTAINE *et al.*, 2007). Deben considerarse además varios aspectos, como el hecho de que los rangos de distribución de las especies no son estables a lo largo del tiempo, de modo que una determinada especie puede ampliar o reducir su distribución en función de cambios en el ambiente y por tanto no ser detectable en un año concreto; o la existencia de individuos errantes, que a pesar de no ser habitantes estrictos del área muestreada son elementos que deben tenerse en cuenta en la biodiversidad del lugar, pues constituyen parte importante de la *resiliencia* o capacidad de un ecosistema de absorber perturbaciones (JIMÉNEZ-VALVERDE & HORTAL, 2003).

Todos estos aspectos pueden provocar cambios notables en la composición y el tamaño de un inventario faunístico, lo que supone a su vez un importante problema metodológico en los estudios de biodiversidad, ya que debe asumirse que un inventario nunca llegará a estar completo, y que a medida que se incrementen el esfuerzo y tiempo de muestreo aumentará el número de especies encontradas. Como consecuencia, la comparación de localidades diferentes mediante el número total de especies encontradas, sin considerar el esfuerzo de muestreo empleado, podría dar lugar a resultados erróneos y engañosos (GOTELLI & COLWELL, 2001). Son necesarios, por tanto, métodos que ofrezcan estimas ajustadas de la riqueza de especies, teniendo en cuenta para ello el esfuerzo y tiempo de muestreo necesarios para realizar un muestreo suficientemente representativo. Los métodos de estimación de la riqueza de especies a partir de la extrapolación pueden ser, en este sentido, una buena alternativa. Estos métodos pueden dividirse en tres grupos (CHAZDON *et al.*, 1998):

- Métodos de extrapolación a partir de curvas de acumulación de especies, extrapolando los valores de la curva a un valor asintótico, o a tamaños de muestra o de área mayores que los

observados. Este método se diferencia además del resto en que sólo requiere datos cualitativos (concretamente, de ausencia/presencia de las especies).

- Métodos paramétricos, que extrapolan los datos de abundancia relativa de las especies en una única muestra a una distribución paramétrica teórica.
- Métodos no paramétricos, que basan sus estimas tanto en los datos de incidencia de las especies (su ausencia/presencia) como en los datos de abundancia relativa.

Como es de suponer, cada uno de los tres métodos presenta sus ventajas y desventajas, ofreciendo informaciones complementarias. Además de realizar estimas de la riqueza de especies, tanto los métodos de extrapolación a partir de curvas de acumulación de especies como los métodos no paramétricos pueden indicar la fiabilidad de los inventarios realizados, indicando si estos son o no representativos de la riqueza de especies de la zona muestreada, tal y como se verá más adelante. Por otro lado, los métodos paramétricos tienen la ventaja de simplificar los procedimientos aplicados al cálculo de las estimas, pero al mismo tiempo tienen el inconveniente de ofrecer estimas de riqueza de especies muy diferentes (y por tanto poco satisfactorias) dependiendo de la distribución paramétrica seleccionada (RODRÍGUES *et al.*, 2001; CHAO, 2005). Por ello, se optó por aplicar únicamente métodos de extrapolación a partir de curvas de acumulación de especies y métodos no paramétricos para estimar el número de especies presentes en cada una de las localidades muestreadas.

4.1.1 – Curvas de acumulación de especies

La elaboración y análisis de curvas de acumulación de especies permite obtener, como se ha comentado antes, una estima del número real de especies presentes en una zona a partir del número de especies observado en esa misma zona de estudio, relacionando el registro e incorporación de nuevas especies al inventario con el esfuerzo de muestreo invertido (WILLOT, 2001). Estas curvas de acumulación reflejan de forma gráfica el proceso de inventariado, de modo que al comienzo del muestreo todas las especies se inventariarían por primera vez, recogiendo sobre todo las especies comunes; la in-

corporación de nuevas especies al inventario es por tanto rápida y la pendiente de la curva comienza siendo elevada. Sin embargo, a medida que prosigue el muestreo, el ritmo de incorporación de nuevas especies al inventario se hace más lento, siendo las especies raras y los individuos errantes de especies provenientes de otros lugares las que contribuyen a su crecimiento, por lo que la pendiente de la curva descende considerablemente (Figura 4.1). De este modo, a medida que aumenta el tiempo y el esfuerzo de muestreo, la pendiente de la curva seguiría descendiendo, hasta llegar al hipotético momento en el que ya no se incorporan especies nuevas al inventario, puesto que todas habrían quedado registradas. Ese momento, en el que el valor de la pendiente es cero y la curva alcanza la asíntota corresponde por tanto, teóricamente, con el número total de especies que podrían encontrarse en la zona de estudio con la metodología utilizada y durante el tiempo en el que se llevó a cabo el muestreo (JIMÉNEZ-VALVERDE & HORTAL, 2003).

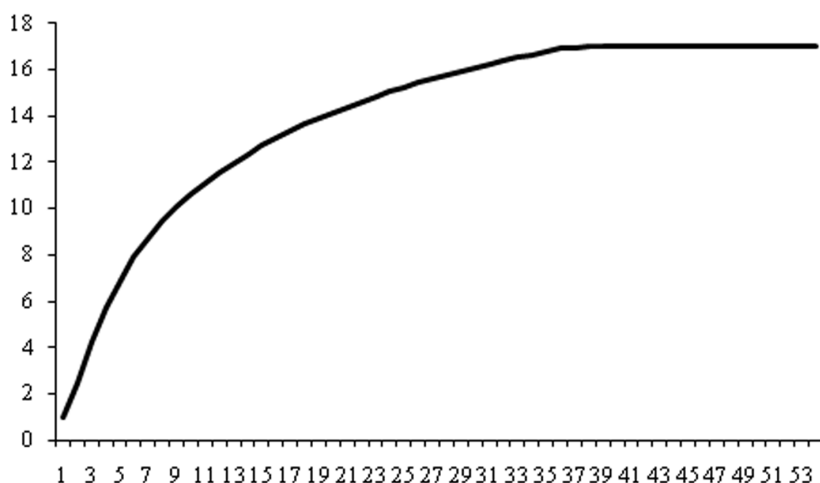


Figura 4.1. Curva de acumulación ideal, en la que la curva alcanza la asíntota.

La asíntota, evidentemente, no llega a alcanzarse en la práctica, pues, como se comentó con anterioridad, un inventario faunístico nunca llegará a estar completo, ya que a medida que aumenten el tiempo y el esfuerzo de muestreo invertidos, continuarán incorporándose especies nuevas al inventario. Sin embargo, si la curva obtenida tiende a la asíntota, puede ser indicativa de que el muestreo ha sido preciso y el inventario representativo.

Para construir una curva de acumulación de especies debe decidirse en primer lugar la forma en que se va a cuantificar el esfuerzo de muestreo (JIMÉNEZ-VALVERDE & HORTAL, 2003). En este caso, se expresó ese esfuerzo como unidades de muestreo, tal y como recomiendan MORENO & HALFFTER (2001). Para ello, se elaboraron 21 matrices de datos (una matriz para cada localidad de muestreo) en las que las filas representaron las especies registradas en la localidad y las columnas representaron las unidades de muestreo, es decir, los registros en cada una de las tres trampas (bosque, matorral y pradera) instaladas en la localidad de muestreo durante los doce meses que duró la campaña. En total, por tanto, se consideraron para cada localidad 36 unidades de muestreo. Para la construcción de las curvas de crecimiento, las matrices se cargaron en el programa EstimateS versión 7.5 (COLWELL, 2005), desarrollado con ese objetivo. Como la forma de las curvas de crecimiento puede variar en función del orden de entrada de los datos (ROMO BENITO & GARCÍA-BARROS, 2005), este programa permite repetir aleatoriamente ese orden de entrada un número determinado de veces. Generalmente se recomienda realizar entre 50 y 100 repeticiones aleatorias, optándose en este trabajo por 100 repeticiones. Una vez realizadas las repeticiones, el programa EstimateS estima la asíntota de la curva ajustando la curva de acumulación según la función Mao Tau, que relaciona el número de especies encontrado con el esfuerzo de muestreo ofreciendo intervalos de confianza del 95% (COLWELL *et al.*, 2004; MAO *et al.*, 2005).

Se obtuvieron de este modo 21 curvas de acumulación, una para cada localidad de muestreo (ver Figura 4.2). Como era de esperar, ninguna curva alcanza la asíntota, lo que hubiera supuesto que se habrían recolectado todas las especies susceptibles de ser registradas con la metodología utilizada. En cambio, como puede observarse, todas las curvas (con la excepción de la localidad OPg1, que se ajusta en menor medida) se aproximan considerablemente a la asíntota, lo que da una primera indicación de que el muestreo ha sido representativo. Además, los valores de la tasa media de aparición de nuevas especies en la última muestra (Tabla 4.1) oscilan entre el 0.11 obtenido para la localidad de muestreo OPg2 y el 0.44 obtenido para la localidad SRg2, valores siempre significativamente inferiores a 1. Esta tasa indica el número medio de nuevas especies que se añaden al inventario en la última muestra. Es decir, para registrar una especie nueva en la localidad OPg2 deberían realizarse al menos 9 ($1:0.11$) muestreos más, mientras que en la localidad SRg2 deberían realizarse al menos 3 ($1:0.44$) muestreos más, lo que indica nuevamente

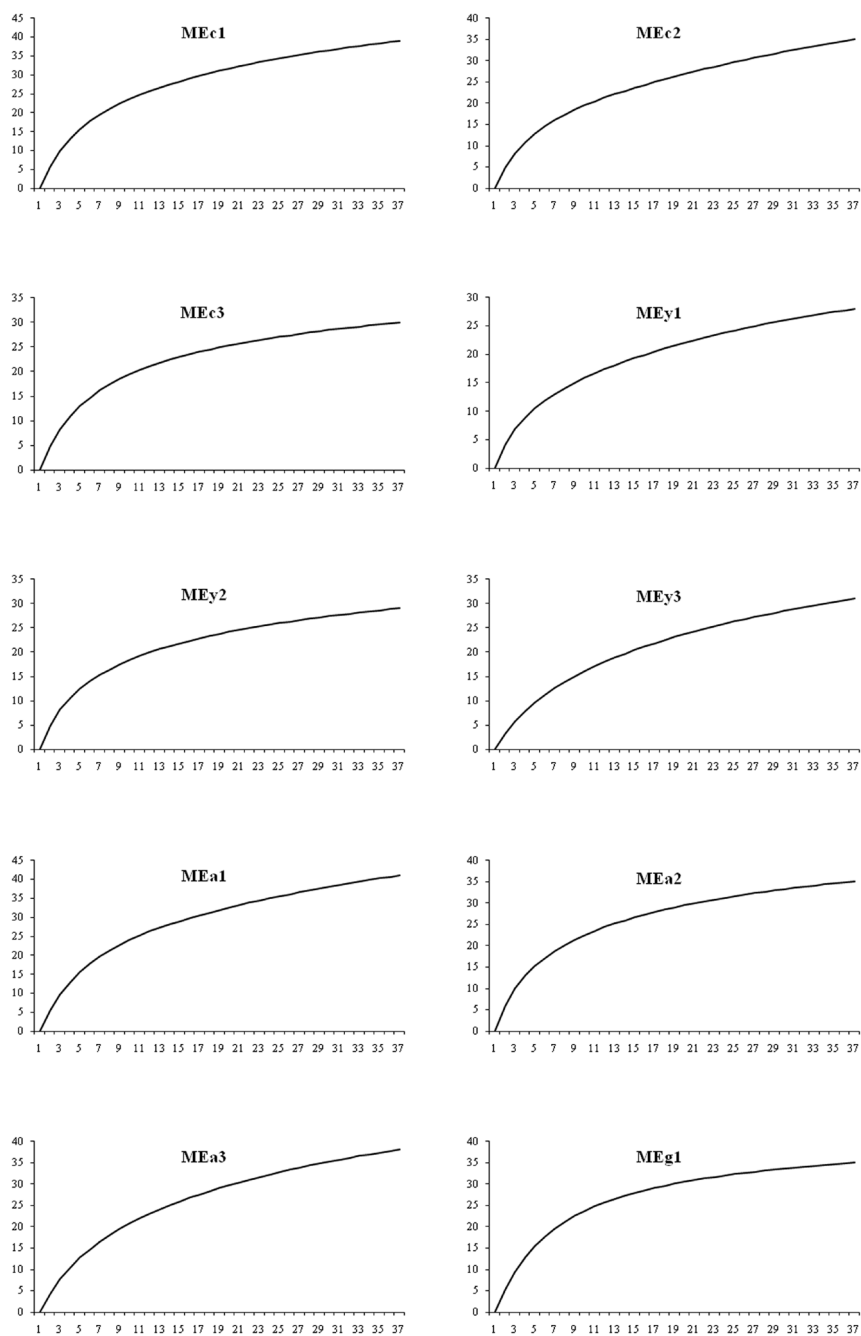


Figura 4.2. Curvas de acumulación de especies para cada una de las 21 localidades muestreadas a lo largo de las 36 unidades de muestreo (eje X). El eje Y representa el número de especies inventariadas en cada una de las localidades.

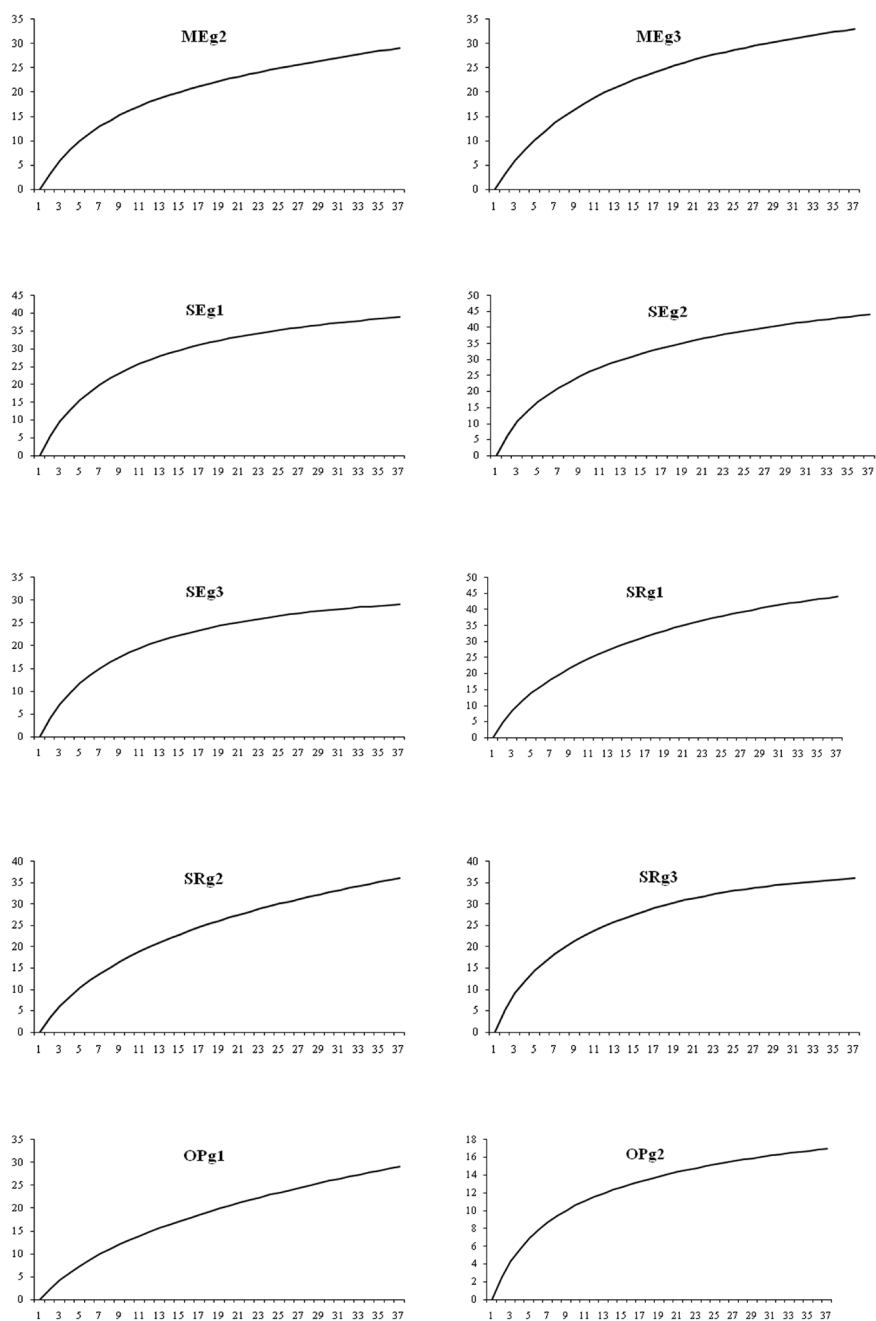


Figura 4.2. (Continuación) Curvas de acumulación de especies para cada una de las 21 localidades muestreadas a lo largo de las 36 unidades de muestreo (eje X). El eje Y representa el número de especies inventariadas en cada una de las localidades.

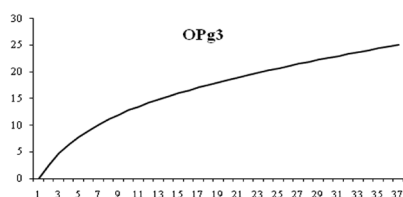


Figura 4.2. (Continuación) Curvas de acumulación de especies para cada una de las 21 localidades muestreadas a lo largo de las 36 unidades de muestreo (eje X). El eje Y representa el número de especies inventariadas en cada una de las localidades.

la representatividad de los muestreos realizados.

Localidad	Especies observadas	Tasa media de aparición de nuevas especies
MEc1	48	0.31
MEc2	35	0.39
MEc3	30	0.19
MEy1	28	0.25
MEy2	29	0.22
MEy3	31	0.33
MEa1	41	0.39
MEa2	35	0.22
MEa3	38	0.36
MEg1	35	0.17
MEg2	29	0.31
MEg3	33	0.31
SEg1	39	0.25
SEg2	44	0.33
SEg3	29	0.14
SRg1	44	0.39
SRg2	36	0.44
SRg3	36	0.17
OPg1	29	0.42
OPg2	17	0.11
OPg3	25	0.33

Tabla 4.1. Número de especies capturadas en cada localidad de muestreo y tasa media de aparición de nuevas especies en la última muestra.

En cuanto al cálculo de la asíntota, es decir, del número total de especies presentes en la zona de estudio, DE CAPRARIIS *et al.* (1977) y CLENCH (1979) fueron los primeros en proponer el uso de la ecuación de Michaelis-Menten, desarrollada originalmente como

modelo de la cinética enzimática (MICHAELIS & MENTEN, 1913), para describir empíricamente el comportamiento de la relación entre la curva de acumulación de especies y el esfuerzo de muestreo. Se obtiene así una estima del número total de especies (S_{MM}) que se calcula según la siguiente fórmula:

$$S_{MM} = S_n / (B + n)$$

Donde S_n es el número de especies observadas en n muestras; B es el esfuerzo de muestreo necesario para localizar el 50% de S_{MM} ; y n es el número de muestras.

La tabla 4.2 muestra, frente al número de especies observadas (S_n) en cada una de las 21 localidades inventariadas, el número total de especies estimadas en cada localidad según el modelo de Michaelis-Menten (S_{MM}), así como los porcentajes de especies inventariadas frente al total estimado. Generalmente se considera que un porcentaje de al menos el 70% de la fauna inventariada es suficiente para asegurar que el muestreo es representativo y que los valores obtenidos permiten hacer comparaciones fiables entre las diferentes localidades muestreadas (JIMÉNEZ-VALVERDE & HORTAL, 2003; ROMO BENITO & GARCÍA BARROS, 2005). Como puede observarse, para todas las localidades excepto OPg1 (donde la cifra es sólo ligeramente inferior, un 68.31%), el porcentaje de especies inventariadas supera el 70%, indicando por tanto que los inventarios realizados son representativos de la riqueza de especies estimada.

A pesar de que numerosos autores proponen el modelo basado en la ecuación Michaelis-Menten como el estimador de riqueza de especies más estable y preciso (ver por ejemplo CHAZDON *et al.*, 1998; TOTI *et al.*, 2000; WILLIAMS *et al.*, 2007), no han faltado aquellos que, aun reconociendo que su ajuste a una curva de acumulación de especies es preciso, consideran que dicho modelo puede provocar en determinados casos subestimas en el cálculo de la riqueza de especies (RAAIJMAKERS, 1987; SILVA & CODDINGTON, 1996; KEATING & QUINN, 1998). La principal crítica que se le puede hacer a este modelo es que basa sus estimas del número total de especies en el número de especies presentes en las muestras, sin tener en cuenta la abundancia relativa de las mismas. Se hace entonces necesaria la aplicación de los estimadores no paramétricos, con el fin de obtener una información complementaria.

4.1.2 – Estimadores no paramétricos

Los estimadores no paramétricos son algoritmos que no sólo basan sus estimas del número total de especies presentes en una zona de estudio relacionando la cantidad de especies inventariadas con el esfuerzo invertido, sino que también tienen en cuenta la abundancia relativa de las especies. Concretamente, estos estimadores se concentran en la proporción de especies poco abundantes o raras, partiendo de la idea de que cuanto mayor sea el número de especies raras, mayor será el número de especies que aún no han sido registradas (COLWELL & CODDINGTON, 1994). Se consideran especies raras aquellas que cuentan con pocos individuos en todo el inventario (siendo el caso extremo las llamadas *singletons* y *doubletons*, es decir especies que sólo cuentan con uno o dos individuos en todo el inventario, respectivamente), y aquellas que aparecen en pocas muestras, independientemente del número de individuos que presente en cada una de ellas (siendo el caso extremo las denominadas *uniques* y *duplicates*, es decir, aquellas especies que aparecen únicamente en una o dos muestras, respectivamente) (JIMÉNEZ-VALVERDE & HORTAL, 2003). Estos estimadores presentan la ventaja de ofrecer un sesgo menor que la extrapolación basada en una curva de acumulación de especies (COLWELL & CODDINGTON, 1994; BAZ & CIFRIÁN, 2007), pero tienen el inconveniente de considerar que la probabilidad de captura de las especies se mantiene constante a lo largo de todo el periodo de muestreo (BURNHAM & OVERTON, 1979). Además, pueden dar lugar a resultados engañosos si el número de especies raras es especialmente elevado (PETERSEN & MEIER, 2003), provocando entonces sobrestimas en el número total de especies, justo el caso contrario al argumentado en las principales críticas hacia el modelo basado en la ecuación de Michaelis-Menten.

De cualquier modo, los estimadores no paramétricos son de enorme utilidad en el cálculo de estimas de riqueza de especies. Buena prueba de ello es la creciente variedad de estimadores desarrollados a tal efecto (BUNGE & FITZPATRICK, 1993; COLWELL & CODDINGTON, 1994; CHAO, 2005). Dada tal variedad, se ha optado por mostrar aquí los resultados correspondientes a los estimadores más relevantes (Tabla 4.2).

Localidad	S_n	S_{MM}	S_{JACK1}	S_{JACK2}	S_{ACE}	S_{ICE}	S_{CHAO1}	S_{CHAO2}
MEc1	48	45.04	49.69	52.74	48.93	49.57	48	44.94
		86.59%	78.49%	73.94%	79.7%	78.68%	81.25%	86.78%
MEc2	35	39.99	48.61	56.33	54.14	54.64	42.86	47.64
		87.52%	72%	62.13%	64.65%	64.05%	81.66%	73.47%
MEc3	30	34.44	36.81	39.75	34	35.39	37.5	34.08
		87.1%	81.5%	75.47%	88.23%	84.77%	80%	88.02%
MEy1	28	32.11	36.75	39.75	32.54	39.71	30.14	33
		87.2%	76.19%	70.44%	86.04%	70.51%	92.9%	84.84%
MEy2	29	32.69	36.78	41.58	34.52	35.79	36	35.81
		88.71%	78.84%	69.74%	84%	81.02%	80.55%	80.98%
MEy3	31	40.3	42.67	48.5	38.95	44.11	35.67	40.17
		76.92%	72.65%	63.92%	79.58%	70.28%	86.91%	77.17%
MEa1	41	48.14	54.61	61.41	51.82	55.89	48.5	52.06
		85.17%	75.08%	66.76%	79.12%	73.36%	84.53%	78.75%
MEa2	35	39.67	42.78	44.83	38.74	40.92	38.75	38.89
		88.22%	81.81%	78.07%	90.34%	85.53%	90.32%	89.99%
MEa3	38	47.49	50.64	55.58	54.02	50.66	53.6	46.43
		80.01%	75.03%	68.36%	70.34%	75%	70.89%	81.84%
MEg1	35	41.43	40.83	41	37.76	38.1	38.33	37.08
		84.48%	85.72%	85.36%	92.69%	91.86%	91.31%	94.39%
MEg2	29	36.06	39.69	47.33	33.35	41.08	32	42.37
		80.42%	73.06%	61.27%	86.95%	70.59%	90.62%	68.44%
MEg3	33	44.72	43.69	51.33	36.98	42.57	40	46.37
		73.79%	75.53%	64.29%	89.23%	77.52%	82.5%	71.16%
SEg1	39	46.95	47.75	51.66	43.61	44.91	44.25	44.83
		83.06%	81.67%	75.49%	89.43%	86.84%	88.13%	86.99%
SEg2	44	52.18	55.67	60.58	54.91	54.29	55	52.02
		84.32%	79.03%	72.63%	80.13%	81.04%	80	84.58%
SEg3	29	35.21	33.86	32.16	32.3	32.1	34	30.22
		82.36%	85.64%	90.17%	89.78%	90.34%	85.29%	95.96%

Tabla 4. 2. Riqueza específica, o número de especies inventariadas en cada localidad de muestreo, y estimas de riqueza específica para cada localidad, calculadas según distintos estimadores no paramétricos. Se incluye también, debajo del valor de cada estima, el porcentaje de especies capturadas frente a las estimadas. S_n : número de especies observadas; S_{MM} : estima del número de especies según el modelo de Michaelis-Menten; S_{JACK1} : estima del número de especies según el modelo Jackknife1; S_{JACK2} : estima del número de especies según el modelo Jackknife2; S_{ACE} : estima del número de especies según el modelo ACE; S_{ICE} : estima del número de especies según el modelo ICE; S_{CHAO1} : estima del número de especies según el modelo Chao1; S_{CHAO2} : estima del número de especies según el modelo Chao2.

Localidad	S_n	S_{MM}	S_{JACK1}	S_{JACK2}	S_{ACE}	S_{ICE}	S_{CHAO1}	S_{CHAO2}
SRg1	44	56.78	57.61	60.74	55.17	57.77	49.5	51.37
		77.49%	76.37%	72.43%	79.75%	76.16%	88.88%	85.65%
SRg2	36	48.63	51.56	63	42.2	55.5	39.5	59.33
		74.02%	69.82%	57.14%	85.3%	64.86%	91.14%	60.67%
SRg3	36	43.32	41.83	42	37.87	39.16	37.2	38.08
		83.1%	86.06%	85.71%	95.06%	91.93%	96.77%	94.53%
OPg1	29	42.45	43.58	53.16	51.7	53.21	40	46.01
		68.31%	66.54%	54.55%	56.09%	54.5%	72.5%	63.02%
OPg2	17	20.03	20.89	21	18.42	19.83	17.17	18.17
		84.87%	81.37%	80.95%	92.29%	85.72%	99%	93.56%
OPg3	25	31.17	36.67	42.25	37.03	42.97	30.06	41.04
		80.2%	68.17%	55.24%	67.51%	58.18%	83.16%	60.91%

Tabla 4. 2. (Continuación) Riqueza específica, o número de especies inventariadas en cada localidad de muestreo, y estimas de riqueza específica para cada localidad, calculadas según distintos estimadores no paramétricos. Se incluye también, debajo del valor de cada estima, el porcentaje de especies capturadas frente a las estimadas. S_n : número de especies observadas; S_{MM} : estima del número de especies según el modelo de Michaelis-Menten; S_{JACK1} : estima del número de especies según el modelo Jackknife1; S_{JACK2} : estima del número de especies según el modelo Jackknife2; S_{ACE} : estima del número de especies según el modelo ACE; S_{ICE} : estima del número de especies según el modelo ICE; S_{CHAO1} : estima del número de especies según el modelo Chao1; S_{CHAO2} : estima del número de especies según el modelo Chao2.

Estimadores Jackknife1 y Jackknife2 – Los estimadores Jackknife (BURNHAM & OVERTON, 1978, 1979; HELTSCH & FORRESTER, 1983) surgen con el objetivo de reducir las subestimaciones que pudieran producirse al estimar el número total de especies, centrándose en aquellas especies raras que únicamente aparecen en una o dos muestras.

El estimador Jackknife1 únicamente tiene en cuenta aquellas especies que aparecen en una única muestra (es decir, los *uniques*) en relación con el número total de muestras (BURNHAM & OVERTON, 1978, 1979). Realiza una estima del número de especies presentes en la localidad muestreada (S_{JACK1}) a partir de la siguiente fórmula:

$$S_{JACK1} = S_{OBS} + Q_1 (m - 1 / m)$$

Donde S_{OBS} es el número de especies observadas; Q_1 es el número de especies capturadas en una única muestra (es decir, el

número de *uniques*) y m es el número de muestras.

Por otra parte, el estimador Jackknife2 es una variación del anterior, en la que se tienen en cuenta no sólo las especies que aparecen en una única muestra (*uniques*), sino también aquellas que aparecen en dos muestras (*duplicates*), frente al número total de muestras (BURNHAM & OVERTON, 1978, 1979). Realiza una estima del número de especies presentes en la localidad muestreada (S_{JACK2}) según la siguiente fórmula:

$$S_{JACK2} = S_{OBS} + [(Q_1(2m - 3) / m) - (Q_2(m - 2)^2 / m(m - 1))]$$

Donde S_{OBS} es el número de especies observadas; Q_1 es el número de especies capturadas en una única muestra (es decir, el número de *uniques*); Q_2 es el número de especies capturadas en dos muestras (es decir, el número de *duplicates*) y m es el número de muestras.

En la tabla 4.2 se muestran las estimas del número total de especies presentes en cada localidad de muestreo según los cálculos de los estimadores Jackknife1 y Jackknife2. Se ha calculado también, como ya se hizo al aplicar el modelo basado en la ecuación de Michaelis-Menten, el porcentaje de especies inventariadas frente al número total de especies estimadas. Nuevamente la mayoría de las localidades, con algunas excepciones, superan el 70% de especies inventariadas, confirmando la representatividad del muestreo realizado. Entre las excepciones, únicamente las localidades SRg2 (69.82% y 57.14%), OPg3 (68.17% y 55.24) y, nuevamente, OPg1 (66.54% y 54.55%), presentan porcentajes inferiores al 70% para ambos estimadores (Jackknife1 y Jackknife2). El resto de localidades que presentan un porcentaje de especies inventariadas inferior al 70% sólo lo hacen para el estimador Jackknife2. Estas diferencias entre el número de especies inventariadas y el número de especies estimadas, que como se verá a continuación será un problema recurrente, serán discutidas en el apartado 4.1.3.

Estimadores Chao1 y Chao2 – Los estimadores Chao1 y Chao2 amplían su foco de atención centrándose, respectivamente, en las especies con uno o dos ejemplares capturados (*singletons* y *doubletons*) y en las especies que aparecen en una o dos muestras (*uniques* y *duplicates*) (CHAO, 1984; CHAO & LEE, 1992).

El estimador Chao1 realiza estimas del número de especies presentes en la localidad de estudio (S_{CHAO1}) en base a la siguiente fórmula:

$$S_{CHAO1} = S_{OBS} + F_1^2 / 2F_2$$

Donde S_{OBS} es el número de especies observadas; F_1 es el número de especies encontradas con un único individuo (es decir, el número de *singletons*) y F_2 es el número de especies encontradas con dos individuos (es decir, el número de *doubletons*).

Por otra parte, el estimador Chao2 realiza estimas del número de especies presentes en la localidad de estudio (S_{CHAO2}) en base a la siguiente fórmula:

$$S_{CHAO2} = S_{OBS} + Q_1^2 / 2Q_2$$

Donde S_{OBS} es el número de especies observadas; Q_1 es el número de especies capturadas en una única muestra (es decir, el número de *uniques*) y Q_2 es el número de especies capturadas en dos muestras (es decir, el número de *duplicates*).

En la tabla 4.2 se muestran las estimas del número total de especies presentes en cada localidad de muestreo según los cálculos de los estimadores Chao1 y Chao2, así como el porcentaje de especies inventariadas frente al número total de especies estimadas. Todas las localidades superan el 70% de especies inventariadas para el estimador Chao1, mientras que para el estimador Chao2 únicamente las localidades MEG2 (68.44%), SRG2 (60.67%), OPG1 (63.02%) y OPG3 (60.91%) presentan porcentajes inferiores al 70%.

Estimadores ACE e ICE – Los estimadores de riqueza de especies ACE (*Abundance-based Coverage Estimator*, estimador basado en la abundancia de especies) e ICE (*Incidence-based Coverage Estimator*, estimador basado en la incidencia de especies) son modificaciones realizadas por CHAZDON *et al.* (1998) a partir de los estimadores propuestos por CHAO & LEE (1992).

El estimador ACE se centra en separar las especies observadas en dos grupos: especies raras y especies abundantes, siendo estas últimas aquellas que tienen un número de individuos mayor que k y considerando especies raras aquellas con un número de ejemplares menor o igual que k . Generalmente se utiliza un valor de $k=10$ por ser el más aconsejable en base a datos empíricos (CHAO *et al.*, 1993). El cálculo del número de especies presentes en la zona de estudio según

el estimador ACE (S_{ACE}) responde a la siguiente fórmula:

$$S_{ACE} = S_{ABUND} + (S_{RARE} / C_{ACE}) + (F_1 / C_{ACE}) \gamma_{ACE}^2$$

Donde S_{ABUND} es el número de especies abundantes (aquellas con más de diez individuos capturados); S_{RARE} es el número de especies raras (aquellas con diez o menos individuos capturados); $C_{ACE} = 1 - F_1 / N_{RARE}$, siendo N_{RARE} el número total de individuos de las especies raras; F_1 es el número de especies con un único individuo (es decir, el número de *singletons*); y γ_{ACE}^2 estima el coeficiente de variación de F_1 , según la siguiente fórmula:

$$\gamma_{ACE}^2 = \max \{ S_{RARE} / C_{ACE} \cdot \sum i(i-1) F_i / (N_{RARE})(N_{RARE} - 1) - 1, 0 \}$$

Los cálculos del estimador ACE suelen complementarse con los que ofrece el estimador ICE, que se centra en la incidencia de las especies, considerando especies incidentes (o frecuentes) aquellas que aparecen en más de 10 unidades de muestreo y especies raras aquellas que han sido encontradas en 10 o menos unidades de muestreo (MAGURRAN, 2004). El cálculo del número de especies presentes en la zona de estudio según el estimador ICE (S_{ICE}) responde a la siguiente fórmula:

$$S_{ICE} = S_{FREQ} + (S_{INFR} / C_{ICE}) + (Q_1 / C_{ICE}) \gamma_{ICE}^2$$

Donde S_{FREQ} es el número de especies frecuentes (aquellas encontradas en más de diez muestras); S_{INFR} es el número de especies raras o poco frecuentes (aquellas encontradas en diez o menos muestras); $C_{ICE} = 1 - Q_1 / N_{INFR}$, siendo N_{INFR} el número total de incidencias de las especies raras o poco frecuentes; Q_1 es el número de especies capturadas en una única muestra (es decir, el número de *uniques*); y γ_{ICE}^2 estima el coeficiente de variación de Q_1 , según la siguiente fórmula:

$$\gamma_{ICE}^2 = \max \{ S_{INFR} / C_{ICE} \cdot m_{INFR} / (m_{INFR} - 1) \cdot \sum i(i-1) F_i / (N_{INFR})^2 - 1, 0 \}$$

Donde m_{INFR} es el número de muestras con al menos una especie rara o poco frecuente.

En la tabla 4.2 se muestran las estimas del número total de especies presentes en cada localidad de muestreo según los cálculos de los estimadores ACE e ICE, así como el porcentaje de especies inventariadas frente al número total de especies estimadas. Todas las localidades, con excepción de tres, superan el 70% de especies inventariadas, confirmando la representatividad del muestreo realizado. Las excepciones son las localidades MEc2 (64.65% y 64.05%)

y, de nuevo, OPg1 (56.09% y 54.5%) y OPg3 (67.51% y 58.18%). Además, la localidad SRg2 presenta un porcentaje inferior al 70% de las especies inventariadas para el estimador ICE (64.86%), pero no para el estimador ACE (85.3%).

4.1.3 – Discusión sobre las diferentes estimas de riqueza de especies obtenidas

A la luz de los resultados obtenidos con los diferentes métodos de estima del número total de especies (extrapolación a partir de curvas de acumulación de especies y uso de estimadores no paramétricos), podría concluirse que, a grandes rasgos, los inventarios realizados son representativos de la fauna de dípteros necrófagos de la Comunidad de Madrid. Todas las localidades, con excepción de OPg1, presentan al menos un 70% de especies inventariadas para más de uno de los estimadores utilizados. Sin embargo, bien es cierto que hay varios casos en los que la diferencia entre el número de especies observado y estimado es particularmente acusada, algo que podría deberse a varios motivos.

El primer motivo que debe tenerse presente es que los inventarios presentados en este trabajo están incompletos, habiendo quedado sin identificar, debido a su compleja taxonomía, los individuos de las familias Carnidae, Fanniidae, Phoridae y Sphaeroceridae (ver capítulo 3, apartado 3.2). Estas familias, de hábitos carroñeros y de las que se capturó un elevado número de individuos en todas las localidades, probablemente contribuirían sustancialmente a incrementar el número de especies inventariadas. De hecho, se trata de familias que cuentan con una gran diversidad de especies, de ahí, en parte, la enorme dificultad que conlleva su identificación a nivel específico.

Por otro lado, surge aquí el problema de las subestimas o sobrestimas, según el caso, que podrían producir los diferentes estimadores en el cálculo del número total de especies. Como ya se comentó, son varios los autores que consideran el modelo basado en la ecuación de Michaelis-Menten el más preciso en sus estimas de riqueza de especies. Aunque en algunas evaluaciones de este modelo se ha cuestionado la posibilidad de subestimas, también se ha manifestado la posibilidad de que los criterios aceptados y utilizados para evaluar estimadores sean inadecuados (KEATING & QUINN, 1998). CHAZDON *et al.* (1998), por su parte, concluyeron que el modelo basado en la ecuación Michaelis-Menten supone el estimador más estable para

todos los tamaños de muestra, mientras que los estimadores Chao2, ICE y Jackknife2 incrementan su efectividad a medida que el tamaño de muestra es mayor. En el presente estudio, el modelo basado en la ecuación Michaelis-Menten se mostró como el estimador más estable para todas las localidades ofreciendo unos porcentajes representativos de especies inventariadas respecto a las estimadas que variaron entre el 73.79 % de la localidad MEg3 y el 88.71% de la localidad MEy2. Sólo la localidad OPg1 presentó un porcentaje de especies inventariadas respecto a las estimadas por debajo del 70%, aunque con un valor ligeramente inferior (68.31%) (Tabla 4.2; Figura 4.3).

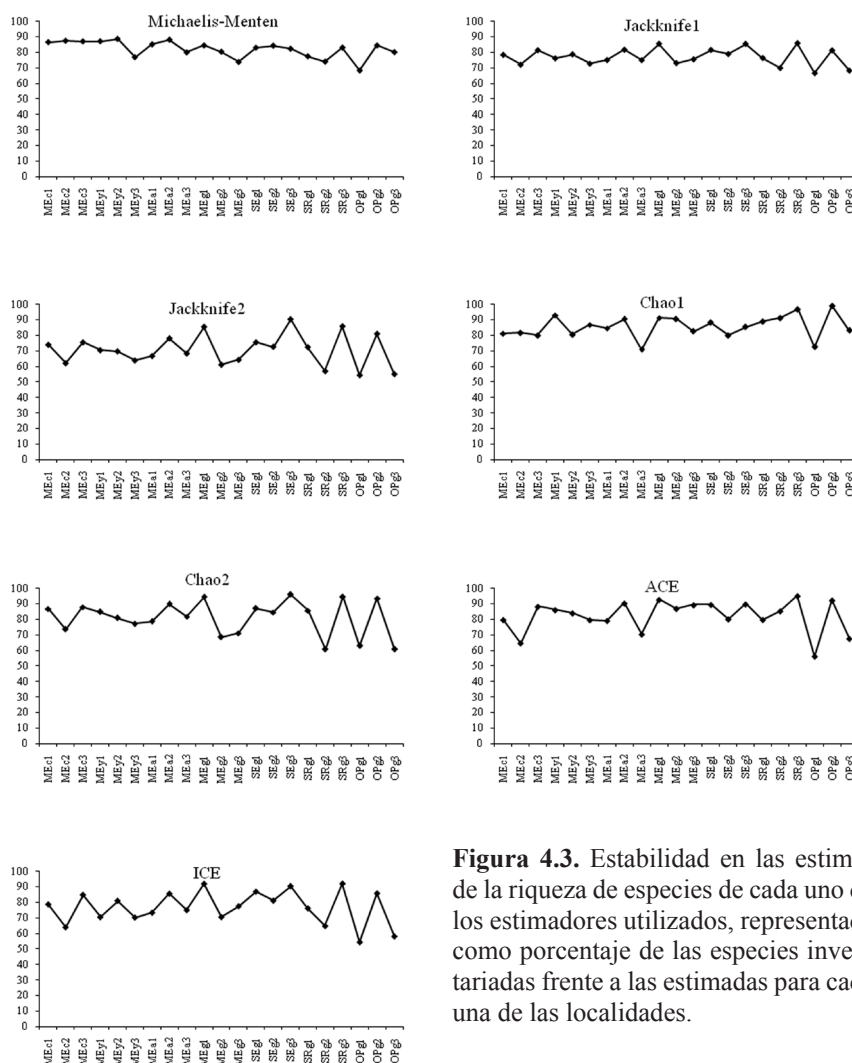


Figura 4.3. Estabilidad en las estimas de la riqueza de especies de cada uno de los estimadores utilizados, representada como porcentaje de las especies inventariadas frente a las estimadas para cada una de las localidades.

No debe olvidarse, además, la otra posibilidad: que sean los estimadores no paramétricos, al centrarse en las especies raras, los que provoquen sobrestimas del número total de especies. Esta posibilidad, de hecho, ya había sido considerada en el caso de los dípteros (PETERSEN & MEIER, 2003), en el que un elevado número de especies representadas por pocos ejemplares o presentes en pocas muestras podría dar lugar a una falsa estima de un mayor número de especies. Además, este inconveniente podría acentuarse en muestreos como los realizados en el presente trabajo, en el que el uso de carroña como cebo podría haber atraído no sólo a las especies objeto de estudio (en este caso, los dípteros sarcosaprófagos en sentido estricto), sino también otras especies que eventualmente pueden acudir a la carroña, sin ser parte importante de la comunidad de insectos carroñeros. Al ser su presencia en la carroña eventual, estas especies suelen ser capturadas en pocas muestras y en escaso número de individuos, siendo consideradas especies raras por los estimadores no paramétricos (sin que sean necesariamente raras en la naturaleza), con lo que podrían llegar a provocar sobrestimas en el número de especies de dípteros sarcosaprófagos. El mejor ejemplo de este problema se encuentra en la familia Tachinidae, cuyos adultos son fitófagos y sus larvas parasitoides de insectos no necrófagos (GÓMEZ-GÓMEZ *et al.*, 2010) (ver capítulo 3, apartado 3.4). En el presente estudio se han capturado 14 especies pertenecientes a esta familia, lo que la convierte en una de las familias con mayor número de especies inventariadas, aunque 7 de estas especies estuvieron representadas en las capturas por un único ejemplar (ver capítulo 3, Tabla 3.1). Otras especies con regímenes tróficos no sarcosaprófagos (como algunas especies de la subfamilia Polleniinae), o cuya biología es poco conocida (como algunas especies de las familias Muscidae o Sarcophagidae) también estuvieron representadas en algunas localidades por la captura de uno o escasos ejemplares (ver capítulo 3, Tabla 3.1), pudiendo provocar también en algunos casos las sobrestimas mencionadas. Debido a la eventualidad de las capturas de dichas especies sobre carroña, la composición faunística de sus correspondientes familias puede variar enormemente de unos estudios a otros, siendo nuevamente el mejor ejemplo la familia Tachinidae (GÓMEZ-GÓMEZ *et al.*, 2010). Así, muestreos anteriores realizados en una de las localidades inventariadas en este estudio, aplicando idéntica metodología pero con distinta intensidad, ofrecieron una composición diferente de especies de la subfamilia Polleniinae (BAZ *et al.*, 2007; ROGNES & BAZ, 2008), poniendo de manifiesto cómo las especies no estrictamente necrófagos pueden

marcar la diferencia entre inventarios.

Por otro lado, los resultados obtenidos podrían apoyar en algunos casos la hipótesis de las sobrestimas ofrecidas por algunos estimadores. Así, para algunas localidades se observa una gran discordancia en las estimas obtenidas con los diferentes métodos. Por ejemplo, en la localidad MEg2 los estimadores ACE y Chao1 ofrecen una estima del número total de especies muy cercana al número de especies capturadas (obteniéndose, respectivamente, unos porcentajes del 86.95% y 90.62%), mientras que con los estimadores Chao2 y Jackknife2, que ofrecen sus estimas basándose en aquellas especies presentes únicamente en una o dos muestras, se observa una diferencia acusada entre el número de especies capturadas y el número de especies estimadas (obteniéndose, respectivamente, unos porcentajes de 68.44% y 61.27%). Ejemplos similares pueden encontrarse en otras localidades, como MEc2 o SRg2, donde se observa también gran discordancia en los valores de las estimas del número total de especies ofrecidas por los diferentes estimadores.

Concluyendo, puede proponerse, a tenor de los resultados, el modelo basado en la ecuación Michaelis-Menten como el más recomendable a la hora de ofrecer estimas de la riqueza de especies de dípteros sarcosaprófagos de una localidad basándose en el número de especies inventariadas y el esfuerzo de muestreo realizado. Los porcentajes de especies inventariadas frente a las estimadas por el método Michaelis-Menten son los que muestran mayor estabilidad entre las distintas localidades muestreadas, comparado con los porcentajes obtenidos para las estimas ofrecidas por los métodos no paramétricos (Figura 4.3). Hay que recordar que son varios los estudios que llegan a esta misma conclusión, considerando el método basado en la ecuación Michaelis-Menten como el más estable y preciso en el cálculo de estimas de la riqueza de especies (ver por ejemplo CHAZDON *et al.*, 1998; TOTI *et al.*, 2000; WILLIAMS *et al.*, 2007). Por su parte, los estimadores no paramétricos ofrecen una mayor disparidad en sus estimas, con localidades en las que el número de especies estimadas varía considerablemente dependiendo del estimador considerado (Tabla 4.2). Dentro de los métodos no paramétricos, las estimas que se mantienen más estables entre las distintas localidades son las ofrecidas por los estimadores Jackknife 1 y Chao 1 (Figura 4.3). El método Jackknife 1 ha sido señalado en algunos trabajos como el estimador más preciso para todos los tamaños de esfuerzo de muestreo (GONZÁLEZ-OREJA *et al.*, 2010), aunque también es cierto que podría

dar mejores estimas cuanto menor es el número de muestras (SMITH & VAN BELLE, 1984). Al aumentar el número de muestras, aumenta el número de *uniques* (especies presentes en una única muestra), con lo que podría aumentar la probabilidad de que este método ofrezca sobrestimas del número total de especies (SMITH & VAN BELLE, 1984).

En realidad, es complicado encontrar unanimidad a la hora de escoger el método que ofrece las estimas de riqueza de especies más precisas, puesto que ningún estimador es apropiado para todas las situaciones o para todos los taxones (WALTHER & MOORE, 2005), lo que conlleva cierta discordancia entre los resultados de diferentes trabajos (ver por ejemplo O'HARA, 2005; HORTAL *et al.*, 2006; WILLIAMS, 2008; GONZÁLEZ-OREJA *et al.*, 2010), que proponen distintos métodos como los más precisos en sus estimas. A pesar de ello, y de la disparidad en las estimas obtenidas por los diferentes estimadores, se puede concluir que el inventario realizado en el presente trabajo es representativo en todas las localidades muestreadas. La única excepción es, claramente, la localidad OPg1, para la que se inventarió menos del 70% de las especies presentes según todos los estimadores utilizados (Tabla 4.2). Sería necesario, por tanto, intensificar el esfuerzo de muestreo en dicha localidad, con el objetivo de obtener un inventario significativo de la riqueza de especies de dípteros sarcosaprófagos.

4.2 – PATRONES DE DIVERSIDAD

4.2.1 – Índices de diversidad, dominancia y equitatividad

Confirmada la representatividad de los muestreos realizados, se procedió a analizar la diversidad de cada una de las localidades estudiadas mediante el cálculo de índices de diversidad. Concretamente, se determinó el índice de diversidad de Shannon y el índice de diversidad de Simpson para cada uno de los puntos muestreados. Ambos índices evalúan la diversidad de un inventario teniendo en cuenta no sólo el número de especies presentes, sino también la abundancia relativa de cada una de ellas (JOST, 2006). Así, una comunidad no es sólo más diversa cuanto mayor número de especies presenta, sino cuando esas especies son además abundantes. Dicho de otro modo, una comunidad que cuenta con un elevado número de especies diferentes, pero en la que la mayor parte de los individuos pertenecen

únicamente a unas pocas especies, será en realidad una comunidad poco diversa. El cálculo de estos índices da, por tanto, otro punto de vista: mientras que la mayor parte de los estimadores no paramétricos de riqueza de especies (estimadores ACE, ICE, Chao1, Chao2, Jackknife1 y Jackknife2) se centran en aquellas especies consideradas raras o poco abundantes, el índice de diversidad de Shannon y el índice de diversidad de Simpson son poco sensibles a la presencia de esas especies (MAGURRAN 2004; JOST, 2007).

Localidad	Especies observadas	Abundancia	Dominancia	Equitatividad	Índice de Shannon	Índice de Simpson
MEc1	48	1291	0.45	0.68	2.46	6.64
MEc2	35	767	0.44	0.69	2.46	7.46
MEc3	30	1149	0.58	0.62	2.09	4.74
MEy1	28	1135	0.52	0.63	2.09	5.91
MEy2	29	1025	0.57	0.63	2.13	5.05
MEy3	31	467	0.49	0.7	2.44	7.06
MEa1	41	1564	0.59	0.58	2.17	4.42
MEa2	35	1105	0.38	0.7	2.48	8.12
MEa3	38	640	0.41	0.68	2.46	7.52
MEg1	35	777	0.4	0.76	2.69	8.62
MEg2	29	855	0.49	0.47	1.57	2.26
MEg3	33	471	0.4	0.75	2.65	8.85
SEg1	39	1583	0.66	0.54	1.99	3.42
SEg2	44	1693	0.65	0.51	1.95	3.16
SEg3	29	700	0.47	0.7	2.37	6.39
SRg1	44	2390	0.75	0.42	1.57	2.44
SRg2	36	872	0.58	0.57	2.04	4.8
SRg3	36	1477	0.45	0.65	2.34	6.56
OPg1	29	1098	0.68	0.51	1.72	3.47
OPg2	17	639	0.48	0.69	1.96	5.77
OPg3	25	514	0.49	0.66	2.13	5.32

Tabla 4.3. Valores de abundancia, dominancia, equitatividad y diversidad (según el índice de diversidad de Shannon y el índice de diversidad de Simpson) para cada localidad de estudio.

El índice de diversidad de Shannon (H') responde a la siguiente fórmula (SHANNON, 1948):

$$H' = -\sum_{i=1}^S [p_i \ln(p_i)] - [(S - 1) / 2N]$$

Donde p_i es la abundancia relativa de cada especie, calculada como la proporción del número de individuos de una especie dada respecto del total de individuos en la comunidad (n_i/N); S es el número total de especies en la localidad de estudio, y N es el número total de individuos.

Por otro lado, el cálculo del índice de diversidad de Simpson (D) se realiza a partir de la siguiente fórmula (SIMPSON, 1949):

$$D = \sum_{i=1}^S [n_i (n_i - 1)] / N(N - 1)$$

Donde S es el número total de especies; n_i es el número de ejemplares por especie; y N es el número total de individuos presentes.

El programa EstimateS calcula ambos índices de diversidad para cada una de las repeticiones aleatorias del orden de entrada de los datos (cien repeticiones en este caso, como se apuntó en el apartado 4.1), proporcionando la media aritmética de todos los valores obtenidos. En la tabla 4.3 se exponen los índices calculados para cada una de las localidades de muestreo.

A la hora de comparar los índices obtenidos para cada una de las localidades se observa una gran disparidad de resultados. Se puede constatar además el hecho ya apuntado de que no siempre las localidades con elevados números de especies se corresponden con las localidades con mayor diversidad. A modo de ejemplo, puede verse como las localidades más diversas en este estudio resultan ser MEa2, MEg1 y MEg3, con unos índices de Shannon y de Simpson de 2.48 y 8.12, 2.69 y 8.62, y 2.65 y 8.85, respectivamente (Tabla 4.3). Ambas localidades cuentan, sin embargo, con 35 y 33 especies inventariadas respectivamente, un valor que podría considerarse medio en relación con el número de especies observado para el resto de las localidades muestreadas. Puede observarse además cómo dos de las localidades con el mayor número de especies inventariadas, SEg2 y SRg1 (44 especies inventariadas en ambos casos), son en realidad poco diversas, presentando, en comparación con otras localidades, valores bajos para los índices de Shannon y Simpson (1.95 y 3.16 en el caso de la localidad SEg2 y 1.57 y 2.44 en el caso de la localidad SRg1), mientras que la localidad con menor número de especies observadas, OPg2 (en la que únicamente se han registrado 17 especies), es más diversa que las localidades anteriores, presentando unos valores mayores de

índices de Shannon y Simpson (1.96 y 5.77, respectivamente).

Estas diferencias entre el número de especies observadas y los valores de diversidad en algunas localidades están relacionadas, como ya ha sido apuntado, con la diferente proporción en que se cuentan las especies dentro de las localidades muestreadas. Así, en algunas localidades con un elevado número de especies presentes es posible que sólo sean unas pocas las que dominen en dicha comunidad, proporcionando ellas solas la mayor parte de los efectivos. En este sentido, el cálculo de índices de dominancia y equitatividad en cada localidad (Tabla 4.3) ofrece visiones complementarias de dicha cuestión. De hecho, los valores de dominancia y equitatividad obtenidos para las diferentes localidades muestreadas están negativa y significativamente correlacionados ($r = -0.85$; $p < 0.01$), indicando el valor de dominancia la proporción que representan las dos especies más abundantes de la comunidad respecto del total de individuos, mientras que la equitatividad muestra el grado en el que las diferentes especies son similares en cuanto a su abundancia.

En primer lugar, para el cálculo de la dominancia (D) en cada localidad se utilizó el índice propuesto por McNAUGHTON & WOLFF (1970), basado en la siguiente fórmula:

$$D = Y_{1,2} / Y$$

Donde $Y_{1,2}$ es la suma del número de ejemplares inventariados de las dos especies más abundantes, e Y es el número total de ejemplares inventariados en la localidad.

Por otro lado, el cálculo de la equitatividad (J') en cada localidad se realizó aplicando la siguiente fórmula (LLOYD & GHELARDI, 1964):

$$J' = H' / H'_{max}$$

Donde H' es el índice de diversidad de Shannon y H'_{max} es el máximo valor de diversidad calculado en dicha localidad.

Analizando los valores de ambos índices obtenidos para cada localidad (Tabla 4.3) se puede comprobar cómo las localidades con los valores más altos de diversidad (MEa2, MEg1 y MEg3) son también las que presentan los valores más bajos de dominancia y los más altos de equitatividad, mientras que en las localidades menos diver-

sas (SEg2 y SRg1) ocurre lo contrario. En otras palabras, las localidades más diversas son aquellas en las que el número de individuos está más repartido entre las diferentes especies que componen la comunidad, sin que una o pocas especies dominen claramente sobre las demás, tal y como se había apuntado anteriormente.

A continuación se analiza cada localidad por separado, especificando cuales son las especies de dípteros sarcosaprófagos dominantes en cada uno de los ecosistemas estudiados.

ENCINARES MESOMEDITERRÁNEOS SOBRE SUELOS CALIZOS – Las localidades MEc1 y MEc2 presentan unos valores similares para los índices de Shannon y Simpson, mientras que la localidad MEc3 parece ser menos diversa (Tabla 4.3). Las tres localidades comparten una característica en cuanto a la composición de especies: *Chrysomya albiceps*, *Muscina levida* y *Calliphora vicina*, en ese orden, son claramente las tres especies dominantes en los encinares mesomediterráneos sobre suelos calizos (Figuras 4.4, 4.5 y 4.6). Sin embargo, mientras que en las localidades MEc1 y MEc2 existen varias especies que contribuyen en diferente número al inventario realizado (ver figuras 4.4 y 4.5), en la localidad MEc3 el número de especies inventariadas no sólo es menor, sino que además la mayor parte de los ejemplares capturados pertenecen a las tres especies antes citadas, y, más concretamente, a las especies *Chrysomya albiceps* y *Muscina levida*, que contribuyen con más de la mitad de los efectivos de la comunidad, tal y como muestra el índice de dominancia calculado (Tabla 4.3).

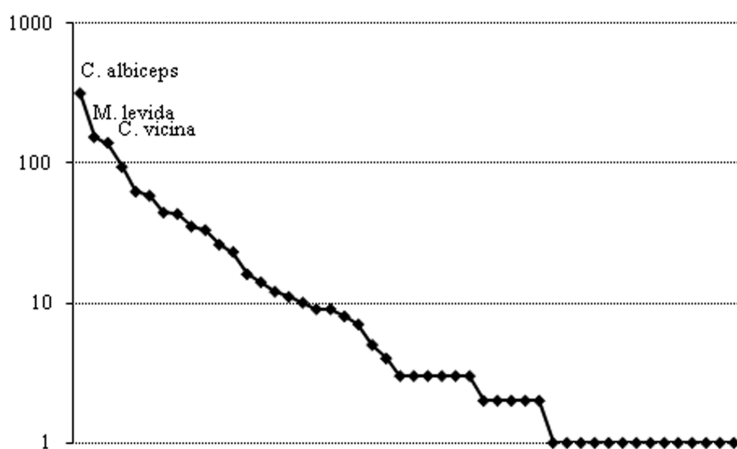


Figura 4.4. Abundancia de especies en la localidad MEc1. Se indica el número de aquellas especies con 100 o más ejemplares.

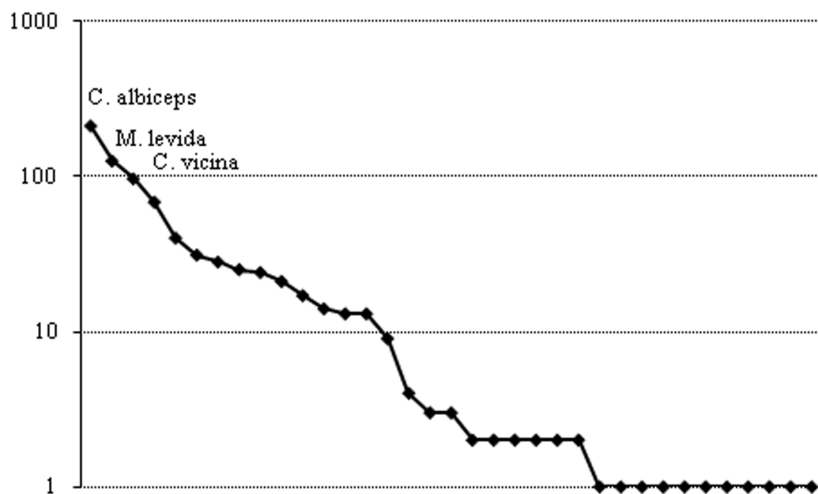


Figura 4.5. Abundancia de especies en la localidad MEc2. Se indica el nombre de aquellas especies con aproximadamente 100 o más ejemplares.

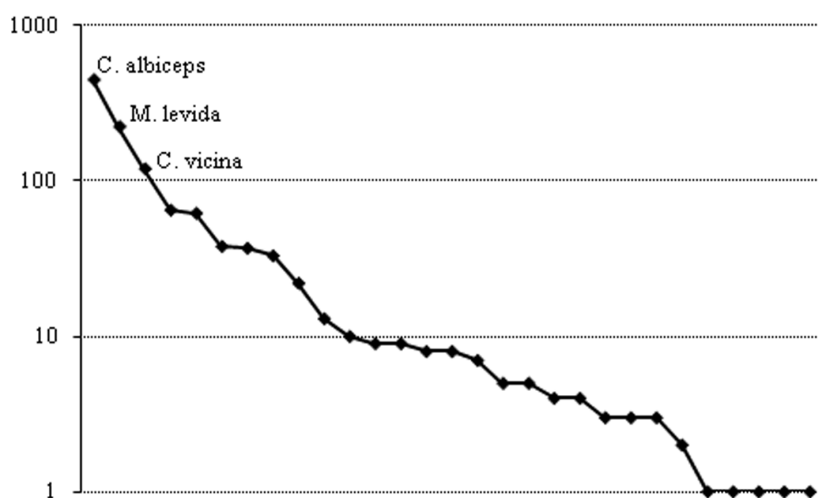


Figura 4.6. Abundancia de especies en la localidad MEc3. Se indica el nombre de aquellas especies con 100 o más ejemplares.

ENCINARES MESOMEDITERRÁNEOS SOBRE SUELOS YESÍFEROS – Las localidades MEy1, MEy2 y MEy3 presentan valores similares para los índices de Shannon y Simpson, si bien la localidad MEy3 parece ser más diversa que las otras dos localidades muestreadas, presentando un menor valor de dominancia y un mayor valor de equitatividad (Tabla 4.3). Las especies *Chrysomya albiceps* y *Calliphora vicina* parecen ser claramente dominantes en los encinares mesomediterráneos sobre suelos yesíferos, aunque contribuyendo en mayor grado en las localidades MEy1 y MEy2 (Figuras 4.7, 4.8 y 4.9).

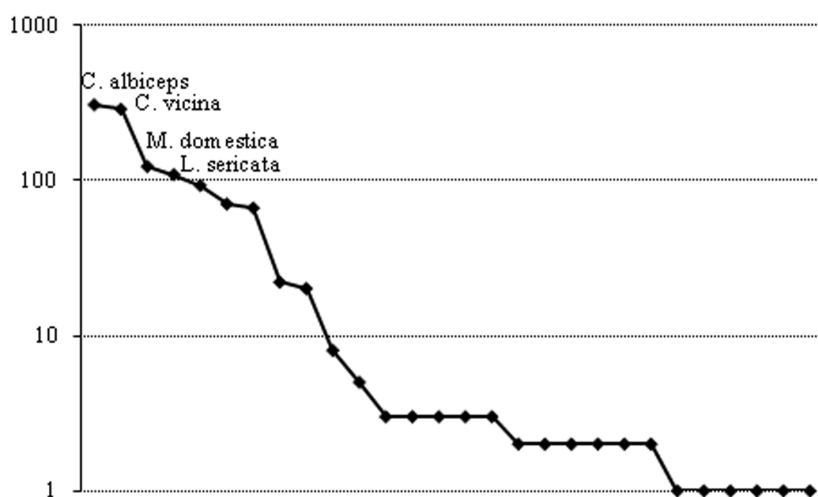


Figura 4.7. Abundancia de especies en la localidad MEy1. Se indica el nombre de aquellas especies con 100 o más ejemplares.

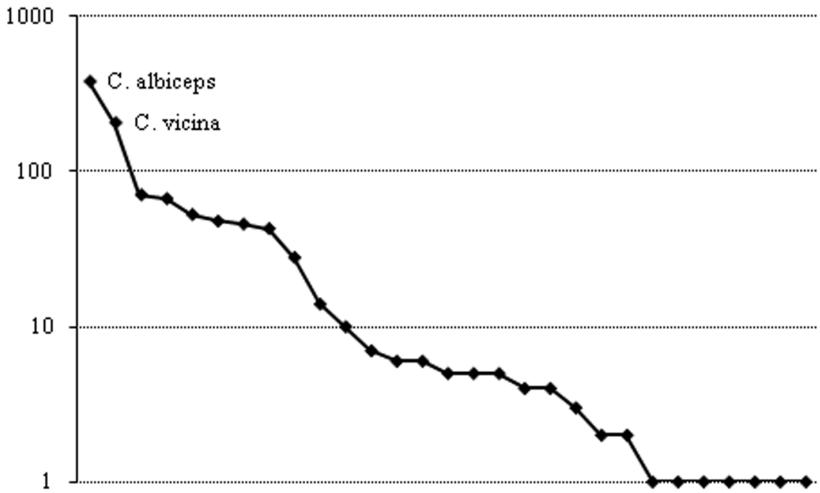


Figura 4.8. Abundancia de especies en la localidad MEy2. Se indica el nombre de aquellas especies con 100 o más ejemplares.

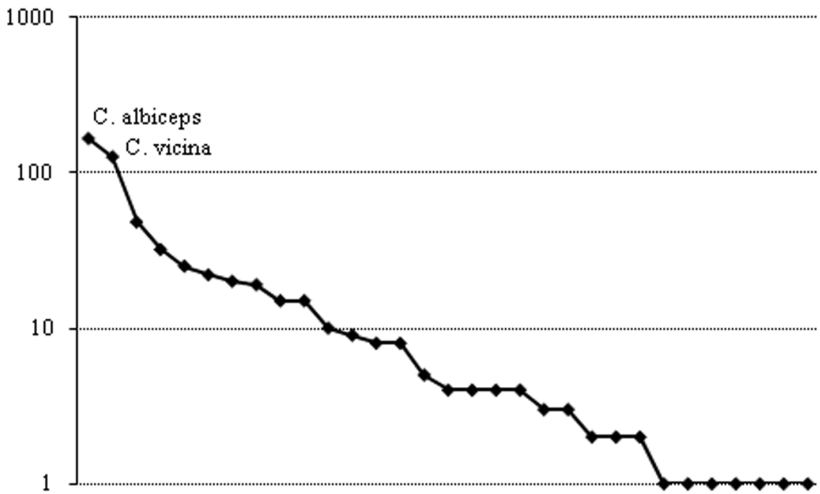


Figura 4.9. Abundancia de especies en la localidad MEy3. Se indica el nombre de aquellas especies con 100 o más ejemplares.

ENCINARES MESOMEDITERRÁNEOS SOBRE SUELOS ARENOSOS – La localidad MEa1 presenta unos valores para los índices de Shannon y Simpson que podrían ser considerados medios en relación con el resto de localidades, mientras que las localidades MEa2 y MEa3 parecen ser dos de las localidades más diversas en este estudio, presentando por tanto un menor valor de dominancia y un elevado valor de equitatividad en comparación con la mayoría de las localidades muestreadas (Tabla 4.3). La dominancia de la especie *Chrysomya albiceps* en la localidad MEa1 es patente (Figura 4.10), mientras que en las localidades MEa2 y MEa3 la contribución de las distintas especies al total de individuos está más repartida (Figuras 4.11 y 4.12). En estas dos localidades, MEa2 y MEa3, las especies dominantes parecen ser *Muscina levida*, *Chrysomya albiceps*, *Calliphora vicina* (también especies dominantes en la localidad MEa1, luego podrían ser consideradas a grandes rasgos como las especies dominantes en los encinares mesomediterráneos sobre suelos arenosos), y la especie de Heleomyzidae *Neoleria ruficeps*, que fue especialmente abundante en las capturas realizadas en dichas localidades.

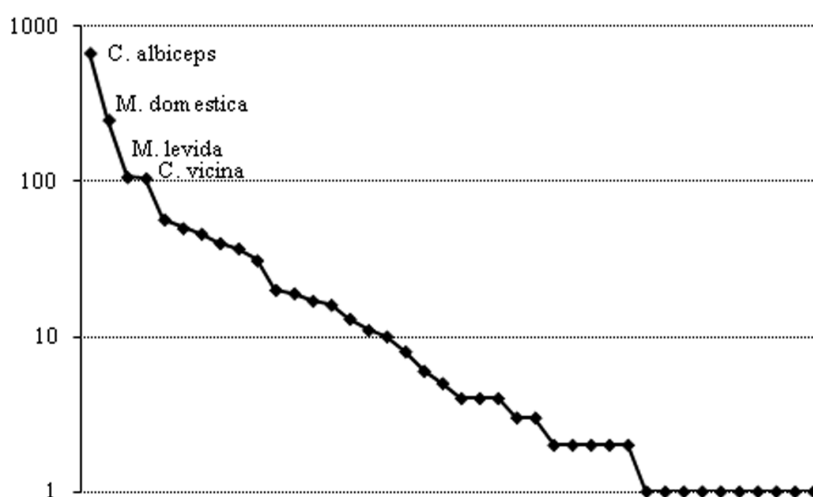


Figura 4.10. Abundancia de especies en la localidad MEa1. Se indica el nombre de aquellas especies con 100 o más ejemplares.

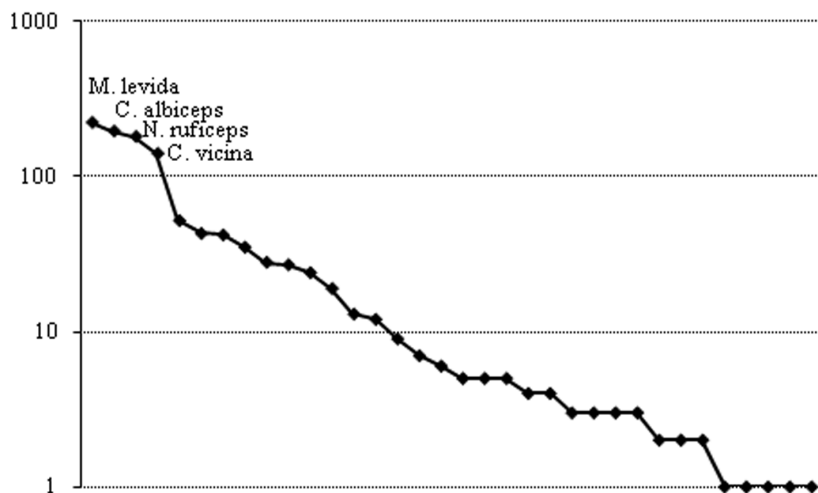


Figura 4.11. Abundancia de especies en la localidad MEa2. Se indica el nombre de aquellas especies con 100 o más ejemplares.

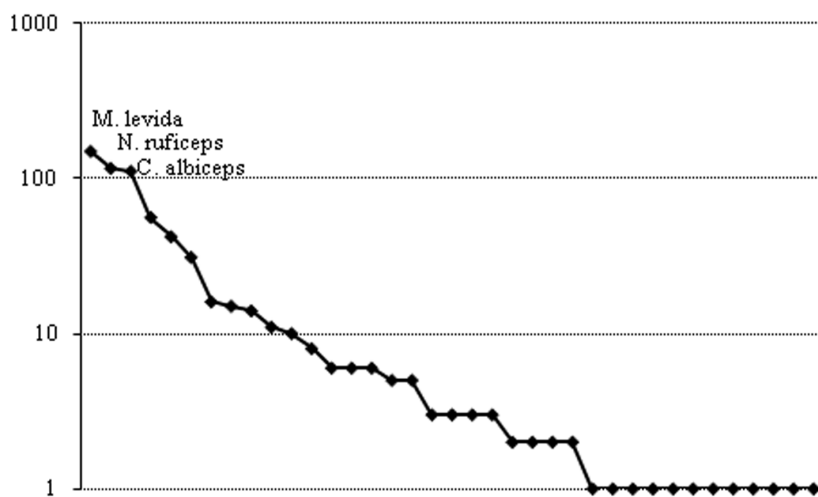


Figura 4.12. Abundancia de especies en la localidad MEa3. Se indica el nombre de aquellas especies con 100 o más ejemplares.

ENCINARES MESOMEDITERRÁNEOS SOBRE SUELOS GRANÍTICOS – Los resultados obtenidos para los muestreos realizados en encinares mesomediterráneos sobre suelos graníticos llaman especialmente la atención. Mientras las localidades MEg1 y MEg3 parecen ser las localidades más diversas en todo el estudio, presentando los mayores valores para los índices de Shannon y Simpson, la localidad MEg2 parece ser, sin embargo, la menos diversa junto con la localidad SRg1, presentando los valores más bajos para los índices de Shannon y Simpson. En consecuencia, la localidad MEg2 presenta un mayor valor de dominancia que las localidades MEg1 y MEg3, que a su vez presentan los mayores valores de equitatividad del estudio (Tabla 4. 3). Estas diferencias se ven claramente al comparar las figuras 4.13, 4.14 y 4.15. Si bien es cierto que la especie *Chrysomya albiceps* es la más abundante en las tres localidades, en la localidad MEg2 su dominio es notorio (Figura 4.13), de modo que más de la mitad de los ejemplares capturados en dicha localidad pertenecen a esta especie, explicándose así los valores bajos de los índices de diversidad obtenidos. Por otro lado, en las localidades MEg1 y MEg3 el número total de ejemplares capturados quedan bastante repartidos entre el resto de especies del inventario (Figura 4.14 y 4.15), lo que se traduce en unos mayores valores de diversidad para estas localidades.

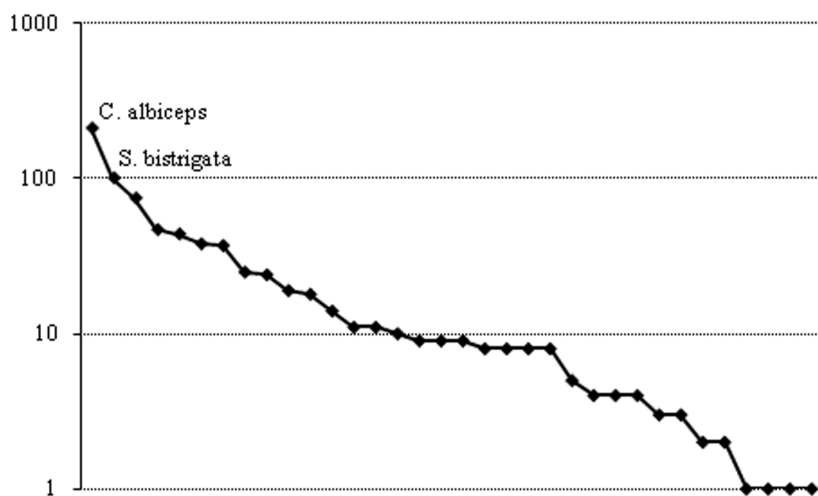


Figura 4.13. Abundancia de especies en la localidad MEg1. Se indica el nombre de aquellas especies con 100 o más ejemplares.

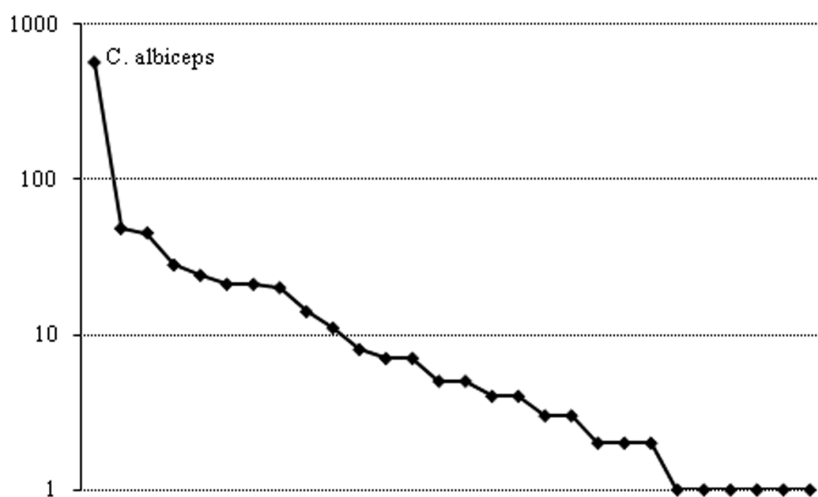


Figura 4.14. Abundancia de especies en la localidad MEg2. Se indica el nombre de aquellas especies con 100 o más ejemplares.

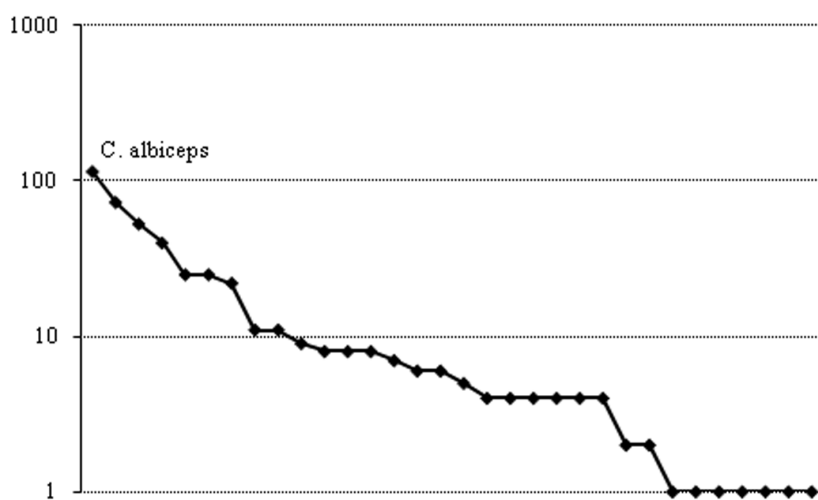


Figura 4.15. Abundancia de especies en la localidad MEg3. Se indica el nombre de aquellas especies con 100 o más ejemplares.

ENCINARES SUPRAMEDITERRÁNEOS SOBRE SUELOS GRANÍTICOS – Las localidades SEg1 y SEg2 podrían considerarse relativamente poco diversas si se comparan los valores de sus índices de Shannon y Simpson con los valores obtenidos para el resto de localidades, mientras que la localidad SEg3 parece tener unos valores de diversidad medios, además de un mayor valor de dominancia y un menor valor de equitatividad que las otras dos localidades (Tabla 4.3). Este es un buen ejemplo de cómo la presencia de un elevado número de especies no necesariamente se traduce en una mayor diversidad, puesto que mientras en las localidades SEg1 y SEg2 se inventariaron 39 y 44 especies, respectivamente, en la localidad SEg3 el número de especies registradas es significativamente inferior, contabilizándose 29 especies. Así, aunque en las tres localidades las especies *Muscina levida* y *Chrysomya albiceps* son las más representadas en el inventario (en el caso de la localidad SEg2, también la especie *Calliphora vicina*) (Figuras 4.16, 4.17 y 4.18), en las localidades SEg1 y SEg2 la mayor parte de los ejemplares capturados pertenecen a dichas especies, mientras que en la localidad SEg3 los ejemplares capturados están más repartidos entre las especies inventariadas.

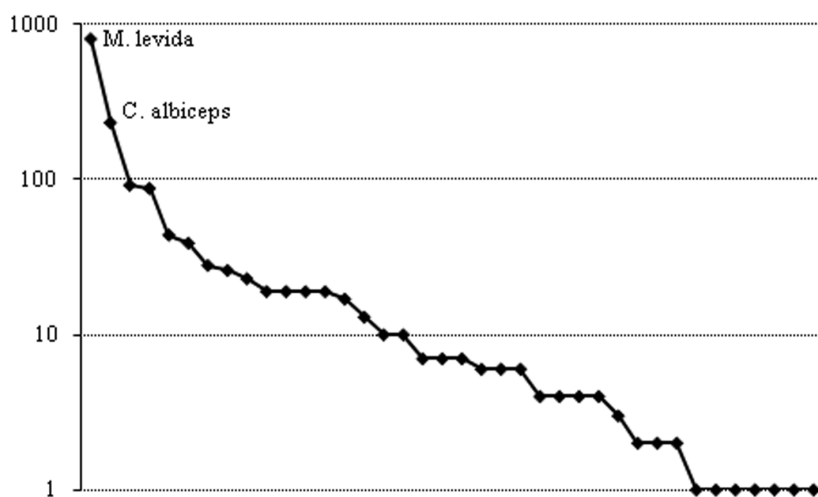


Figura 4.16. Abundancia de especies en la localidad SEg1. Se indica el nombre de aquellas especies con 100 o más ejemplares.

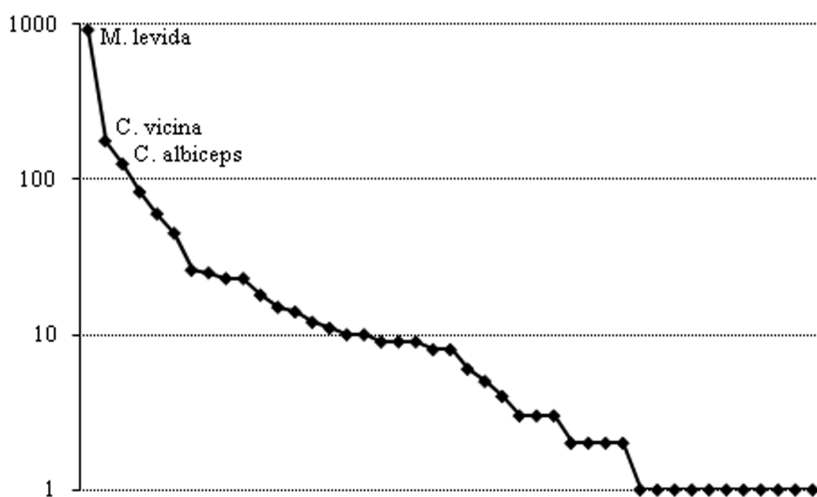


Figura 4.17. Abundancia de especies en la localidad SEg2. Se indica el nombre de aquellas especies con 100 o más ejemplares.

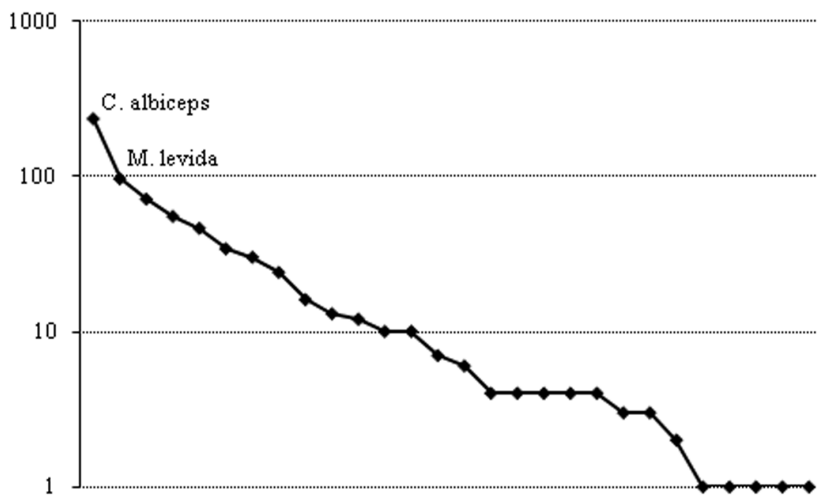


Figura 4.18. Abundancia de especies en la localidad SEg3. Se indica el nombre de aquellas especies con aproximadamente 100 o más ejemplares.

ROBLEDALES SUPRAMEDITERRÁNEOS SOBRE SUELOS GRANÍTICOS – Las localidades muestreadas como representación de los robledales supra-mediterráneos sobre suelos graníticos presentan cierta heterogeneidad con respecto a sus índices de diversidad. Así, en comparación con el resto de localidades contempladas en este estudio, la localidad SRg1 es una de las menos diversas (Tabla 4.3), debido a que la mayor parte de los ejemplares capturados pertenecen a la especie *Muscina levida*, claramente dominante en esta localidad junto a las especies *Calliphora vomitoria* y *Calliphora vicina* que presentaron una abundancia en las capturas significativamente menor (Figura 4.19). Esto se traduce en un elevado valor de dominancia y un bajo valor de equitatividad, siendo ambos los valores extremos en comparación con el resto de las localidades de estudio (Tabla 4. 3).

Por otro lado, las localidades SRg2 y SRg3 parecen ser más diversas según los índices de diversidad, dominancia y equitatividad calculados (Tabla 4.3). De ese modo, puede observarse que la mayor parte de las capturas se reparte entre un mayor número de especies (Figura 4.20 y 4.21), al contrario de lo que ocurría en la localidad SRg1. La especie *Muscina levida* es también una de las especies dominantes en las localidades SRg2 y SRg3, aunque sin alcanzar las elevadas cifras de captura de la localidad SRg1.

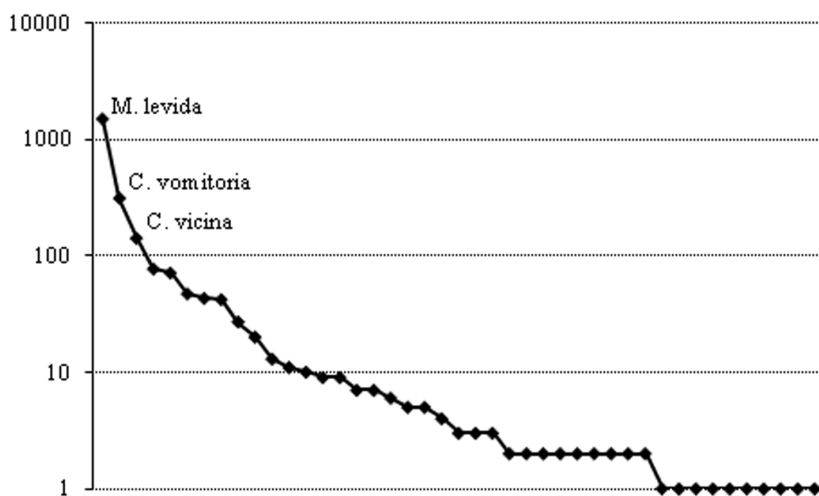


Figura 4.19. Abundancia de especies en la localidad SRg1. Se indica el nombre de aquellas especies con 100 o más ejemplares.

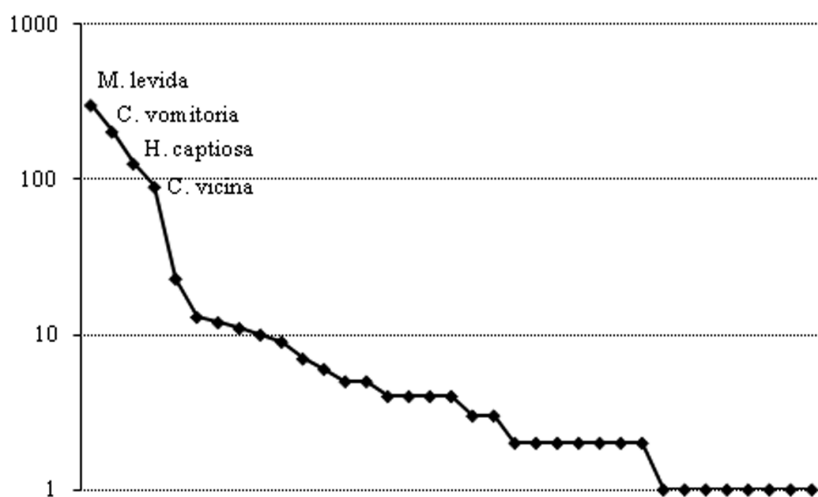


Figura 4.20. Abundancia de especies en la localidad SRg2. Se indica el nombre de aquellas especies con aproximadamente 100 o más ejemplares.

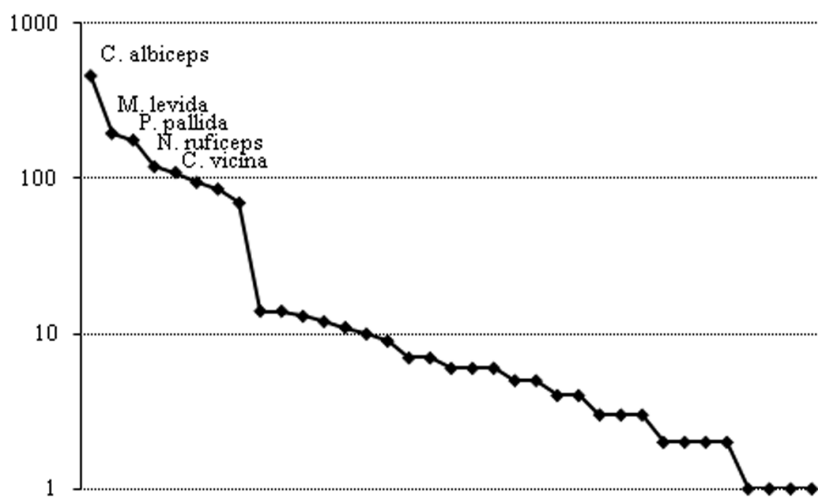


Figura 4.21. Abundancia de especies en la localidad SRg3. Se indica el nombre de aquellas especies con 100 o más ejemplares.

PINARES OROMEDITERRÁNEOS SOBRE SUELOS GRANÍTICOS – Las localidades de muestreo correspondientes a los pinares oromediterráneos de la Comunidad de Madrid presentan unos índices de diversidad bajos en comparación con el resto de localidades muestreadas (Tabla 4.3). La localidad OPg1 es la que presenta menor diversidad y equitatividad y mayor dominancia de los tres pinares muestreados, debido a que esta comunidad está claramente dominada por dos especies: *Prochyliza nigrimana* y *Muscina levida* (Figura 4.22). La segunda especie se encuentra entre las más abundantes en las capturas de la mayoría de las localidades muestreadas, sin embargo la primera, que aparece en esta localidad como la especie con mayor número de ejemplares capturados no aparecía entre las especies más abundantes en las localidades anteriores, distinguiendo claramente la localidad OPg1.

Por su parte, la localidad OPg2 presenta una mayor diversidad según los índices calculados (Tabla 4.3), presentando un mayor número de especies dominantes (Figura 4.23). La especie *Prochyliza nigrimana* se encuentra entre las más abundantes, aunque por detrás de las especies *Calliphora vicina*, *Heleomyza captiosa* y *Muscina levida*.

Por último, la localidad OPg3 presenta unos índices de diversidad, dominancia y equitatividad similares a los obtenidos para la localidad OPg2 (Tabla 4.3). Así, los ejemplares capturados en esta localidad están bastante repartidos entre diferentes especies, aunque hay un claro dominio, nuevamente, del piofilido *Prochyliza nigrimana* (Figura 4.24). La gran abundancia de esta especie en los pinares parece ser por tanto un elemento distintivo de este tipo de hábitat.

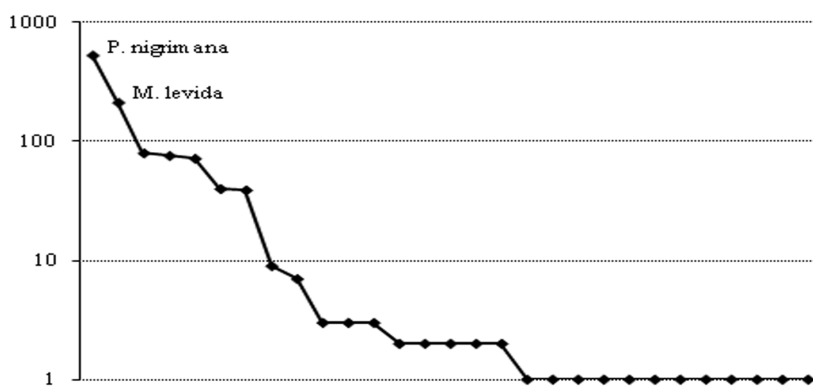


Figura 4.22. Abundancia de especies en la localidad OPg1. Se indica el nombre de aquellas especies con 100 o más ejemplares.

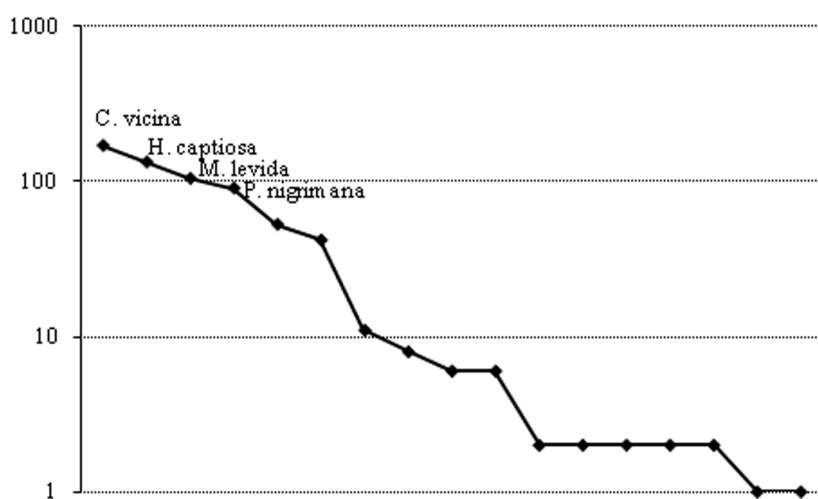


Figura 4.23. Abundancia de especies en la localidad OPg2. Se indica el nombre de aquellas especies con aproximadamente 100 o más ejemplares.

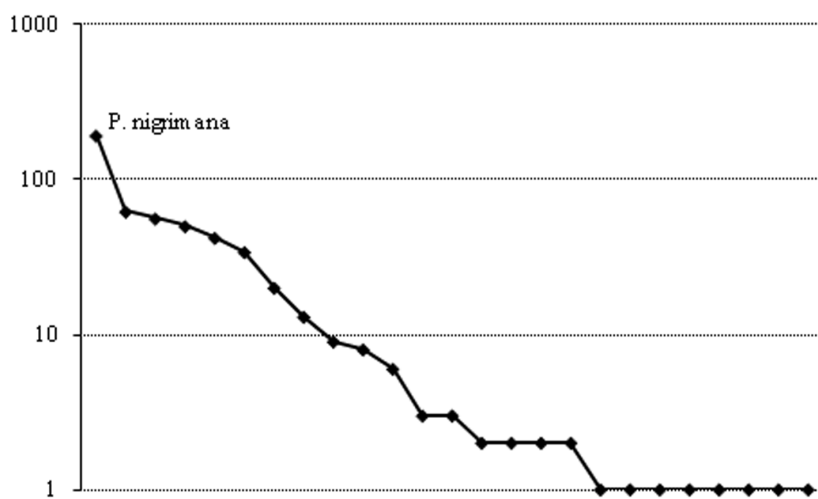


Figura 4.24. Abundancia de especies en la localidad OPg3. Se indica el nombre de aquellas especies con 100 o más ejemplares.

4.2.2 – Influencia del hábitat en la diversidad de especies

Si los patrones de diversidad son diferentes según el hábitat, cabe pensar que este tenga algún tipo de influencia en la propia diversidad de la comunidad de insectos necrófagos, a pesar de que en ocasiones pueden ponerse de manifiesto inconsistencias en esta relación especies-hábitat (HWANG Y TURNER, 2005). Para determinar si la diversidad de especies de los ecosistemas estudiados depende de algún modo de los factores ambientales de la región, se realizaron análisis de regresión con el programa Statgraphics Plus 5.1 (Statistical Graphics Corp. 1994-2000). Se utilizaron para ello las medidas de variables topográficas y climáticas, obtenidas para cada localidad a partir de NINYEROLA *et al.* (2005) (ver capítulo 2), determinando su relación con la riqueza específica (considerando como tal el número total de especies inventariadas), abundancia, dominancia, equitatividad y diversidad (utilizando para ello los valores obtenidos con el índice de Shannon) de cada localidad, cuyos valores numéricos pueden encontrarse en la tabla 4.3. Los resultados de los análisis de regresión se indican en la tabla 4.4.

	Total Especies	Abundancia	Dominancia	Equitatividad	Índice de Shannon
<i>Altitud</i>					
r	-0.23	0.13	0.44	-0.27	-0.43
R ²	5.37	1.67	19.46	7.66	18.4
p	0.31	0.57	0.04	0.22	0.05
<i>Pendiente</i>					
r	-0.07	0.27	0.37	-0.37	-0.48
R ²	0.57	7.56	14.07	13.75	23.1
p	0.74	0.22	0.09	0.09	0.02
<i>Precipitación</i>					
r	-0.31	0.01	0.13	-0.16	-0.3
R ²	10.09	0.01	1.84	2.66	9.38
p	0.16	0.95	0.55	0.48	0.17

Tabla 4.4. Valores del coeficiente de correlación (r), coeficiente de determinación (R²) y p-valor (p) para el análisis de correlación entre las variables independientes topográficas (altitud y pendiente) y climáticas (precipitación, radiación y temperatura) y las cinco variables dependientes consideradas.

	Total Especies	Abundancia	Dominancia	Equitatividad	Índice de Shannon
<i>Radia- ción</i>					
r	-0.3	0.03	0.35	-0.27	-0.41
R ²	9.44	0.13	12.17	7.66	17.3
p	0.17	0.87	0.12	0.22	0.06
<i>Tempera- tura</i>					
r	0.28	-0.03	-0.42	0.24	0.41
R ²	8.19	0.13	17.87	5.94	17.45
p	0.2	0.87	0.05	0.28	0.06

Tabla 4.4. (Continuación) Valores del coeficiente de correlación (r), coeficiente de determinación (R²) y p-valor (p) para el análisis de correlación entre las variables independientes topográficas (altitud y pendiente) y climáticas (precipitación, radiación y temperatura) y las cinco variables dependientes consideradas.

VARIABLES TOPOGRÁFICAS – Se consideraron como variables topográficas del territorio en cada una de las localidades de muestreo la altitud y la pendiente, tomando los valores medios obtenidos a partir de NINYEROLA *et al.* (2005) para cada localidad, y transformándolos logarítmicamente para ajustarlos a una distribución normal. Ambas variables resultaron estar fuertemente correlacionadas ($r = 0.92$; $R^2 = 85.3$; $p < 0.01$).

En el caso de la altitud, se encontró una relación significativa para un nivel de confianza del 95% con la dominancia de especies ($r = 0.44$; $p < 0.05$) y para un nivel de confianza del 90% con el índice de diversidad de Shannon ($r = -0.43$; $p < 0.1$). El coeficiente de correlación para el índice de diversidad de Shannon fue negativo, lo que implica que a medida que aumenta la altitud del terreno disminuye la diversidad de especies (Figura 4.25). Por el contrario, la relación entre la altitud y la dominancia resultó ser positiva, es decir, a medida que aumenta la altitud aumenta la dominancia (Figura 4.26). Esta diferencia en la relación con la altitud concuerda con lo expuesto en el apartado anterior, puesto que un elevado valor de dominancia implica que una o dos especies contribuyen con la mayor parte de los individuos de la comunidad, lo que a su vez conlleva que dicha comunidad sea menos diversa.

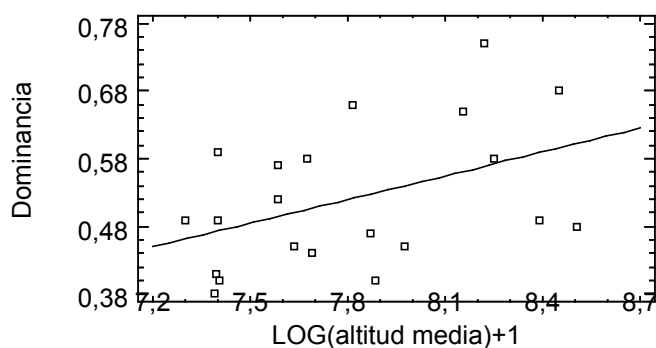


Figura 4.25. Relación entre la altitud (cuyos valores fueron transformados logarítmicamente) y el índice de dominancia.

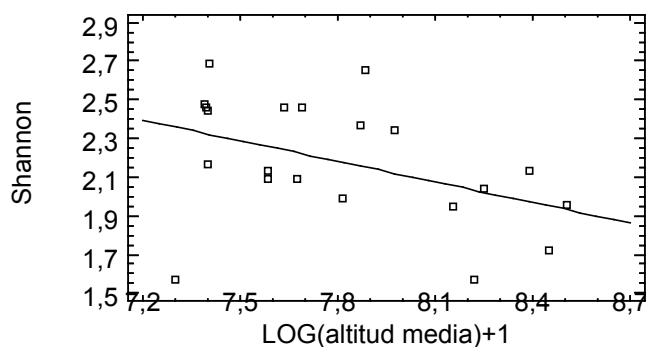


Figura 4.26. Relación entre la altitud (cuyos valores fueron transformados logarítmicamente) y el índice de diversidad de Shannon.

Por otro lado, en el caso de la pendiente, se encontró una relación estadísticamente significativa para un nivel de confianza del 90% con la dominancia ($r = 0.37$; $p < 0.1$) y la equitatividad ($r = -0.37$; $p < 0.1$), y para un nivel de confianza del 95% con el índice de diversidad de Shannon ($r = -0.48$, $p < 0.05$). De nuevo se observa una relación positiva para la dominancia (Figura 4.27) y negativa para la diversidad (Figura 4.28), encontrándose además una relación negativa también en el caso de la equitatividad, de modo que esta disminuye a medida que aumenta la pendiente del terreno (Figura 4.29), al igual

que la diversidad y al contrario que la dominancia. De hecho, hay que recordar que a su vez los valores de los índices de dominancia y equitatividad obtenidos están fuerte y negativamente correlacionados (ver apartado 4.2.1).

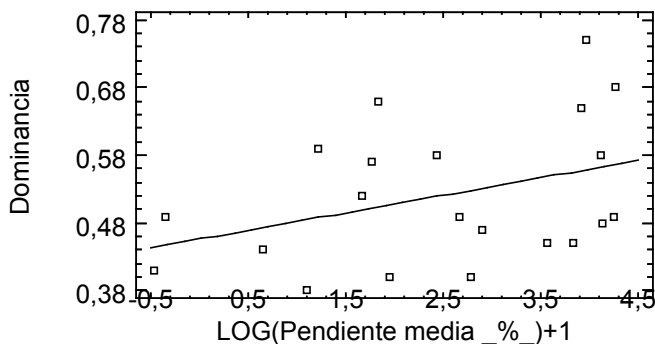


Figura 4.27. Relación entre la pendiente (cuyos valores fueron transformados logarítmicamente) y el índice de dominancia.

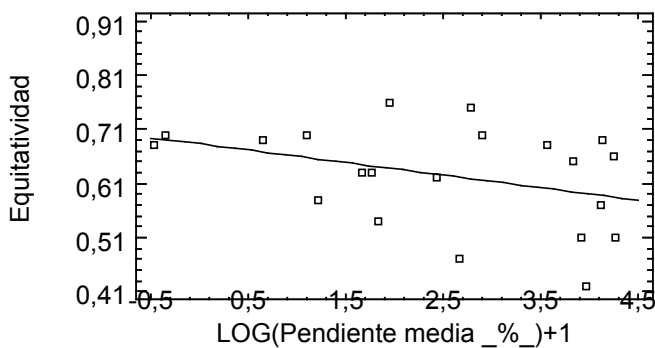


Figura 4.28. Relación entre la pendiente (cuyos valores fueron transformados logarítmicamente) y el índice de equitatividad.

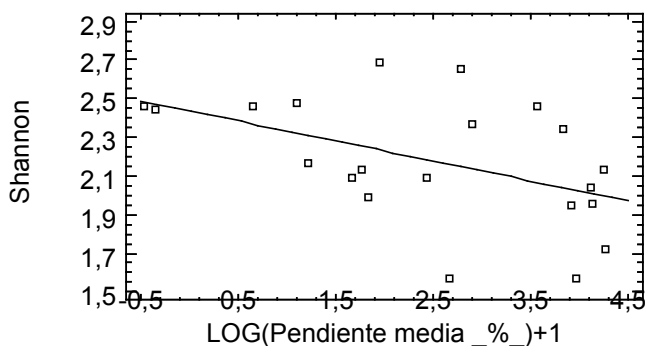


Figura 4.29. Relación entre la pendiente (cuyos valores fueron transformados logarítmicamente) y el índice de diversidad de Shannon.

La distribución de los insectos a lo largo de gradientes altitudinales es controvertida, encontrándose resultados dispares (McCoy, 1990). En realidad, la duración del muestreo puede influir en los resultados, de modo que los estudios a largo plazo parecen situar los puntos con mayor riqueza de especies a menores alturas que los muestreos a corto plazo (McCoy, 1990), con lo que la disminución de la riqueza específica a medida que aumenta la altura ha sido durante mucho tiempo el patrón más aceptado (Stevens, 1992; Samson *et al.*, 1997). Sin embargo, la relación entre la riqueza y diversidad de especies animales y los gradientes altitudinales parece depender de una compleja combinación de procesos ecológicos y evolutivos, difícilmente explicable por los efectos de un único factor (Lomolino, 2001). En este sentido, los factores geográficos y latitudinales pueden condicionar en gran medida la distribución de las especies a lo largo de un gradiente altitudinal, de modo que en climas áridos la riqueza de especies podría ser mayor a mayores alturas, donde las menores temperaturas y mayores precipitaciones causarían menores niveles de estrés fisiológico (Sanders *et al.*, 2003). Además, alteraciones en el hábitat como consecuencia de los diferentes usos del territorio por parte del hombre, que suelen concentrarse en zonas menos elevadas (Sánchez-Rodríguez & Baz, 1995), o asociadas al cambio climático y el calentamiento global (Wilson *et al.*, 2005) pueden implicar cambios en los rangos de distribución de determinadas especies, que pasarían a encontrarse preferentemente a mayores alturas.

En el presente trabajo no se ha encontrado relación estadísticamente significativa entre la riqueza específica (es decir, el número de especies inventariadas) y las variables responsables del relieve del terreno (altitud y pendiente), ni tampoco entre estas y la abundancia de ejemplares. Sin embargo, tanto la altitud como la pendiente sí parecen influir en la dominancia de especies, mayor a mayor altura y pendiente, y por lo tanto también en la diversidad de especies, que siempre disminuye a medida que aumenta la dominancia. Hay que recordar, además, que en las localidades situadas a mayor altura, los pinares oromediterráneos, la dominancia de la especie *Prochyliza nigrimana* es clara, y supone un elemento distintivo de este tipo de ecosistemas. Dicha especie ha sido capturada en 19 de las 21 localidades, aunque la mayor parte de los ejemplares se localizaron a mayor altura (MARTÍN-VEGA & BAZ, 2011). Estos cambios en la abundancia y dominancia de las diferentes especies a lo largo de un gradiente altitudinal han sido puestos de manifiesto en el caso de los Calliphoridae (BAZ *et al.*, 2007), en los que las especies *Calliphora vicina*, *Calliphora vomitoria* y *Chrysomya albiceps* fueron capturados en todas las alturas muestreadas, aunque las dos primeras especies fueron significativamente más abundantes a mayor altura, al contrario que *C. albiceps*. Todas estas especies también muestran una marcada segregación estacional (GRASSBERGER & FRANK, 2004; MARTÍN-VEGA & BAZ, 2011), por lo que la distinta distribución altitudinal de las diferentes especies de dípteros sarcosaprófagos podría estar relacionada con las características ecológicas y evolutivas de cada especie, y no con un único factor, como ya había sido apuntado (LOMOLINO, 2001). Se hace necesario, por tanto, considerar también la influencia de las variables climáticas, intrínsecamente relacionadas con la estacionalidad y la ecología de las especies.

VARIABLES CLIMÁTICAS – Se consideraron como variables climáticas del territorio los valores de precipitación anual, radiación solar y temperatura media de cada una de las localidades de muestreo, obtenidas a partir de NINYEROLA *et al.* (2005), transformando sus valores logarítmicamente para ajustarlos a una distribución normal.

No se encontró relación estadísticamente significativa entre la precipitación anual y ninguna de las variables dependientes consideradas (Tabla 4.4), por lo que aparentemente dicha variable climática no influye en la riqueza ni en la diversidad de las especies estudiadas. Sí se encontró relación significativa entre la radiación solar y el índice de diversidad de Shannon ($r = -0.41$, $p < 0.1$) y entre la

temperatura media y la dominancia ($r = -0.42$; $p < 0.1$) y el índice de diversidad de Shannon ($r = 0.41$; $p < 0.1$), para un nivel de confianza del 90% en todos los casos. No se encontró en ningún caso relación estadísticamente significativa entre la riqueza específica (es decir, el número total de especies inventariadas) o la abundancia y las variables climáticas, del mismo modo que tampoco se encontraron en el caso de las variables topográficas. Por tanto, no parece que el número de especies ni la abundancia de ejemplares dependan de las características del hábitat, si bien en otros estudios se ha encontrado un descenso del número de especies con el aumento de la altitud (McCoy, 1990; STEVENS, 1992). En el presente trabajo, se encuentra la misma tendencia, con un coeficiente de correlación negativo entre el número de especies y la altitud media, aunque esa relación no es estadísticamente significativa (Tabla 4.4).

En cuanto a las relaciones significativas encontradas entre las variables dependientes y las variables climáticas, puede observarse que la relación entre la radiación solar y el índice de diversidad de Shannon es negativa (Figura 4.30). Es decir, según aumenta la radiación solar de una localidad, disminuye su diversidad, al igual que ocurría en el caso de la altitud. De hecho, la radiación solar está relacionada positivamente con la altitud, aumentando cuando aumenta esta última, aunque bien es cierto que la correlación entre ambas variables ($r = 0.36$; $R^2 = 13.15$; $p \geq 0.1$) no es significativa.

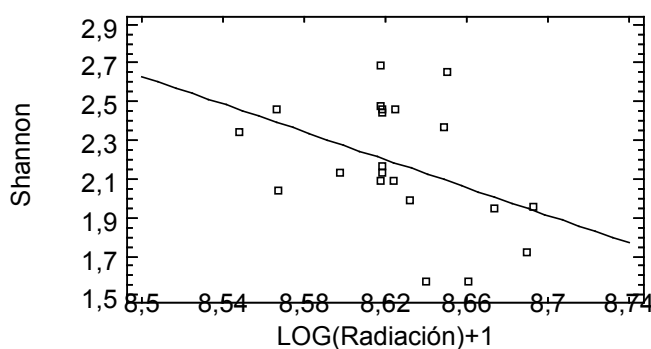


Figura 4.30. Relación entre la radiación solar (cuyos valores fueron transformados logarítmicamente) y el índice de diversidad de Shannon.

En el caso de la temperatura, la correlación es negativa para

la dominancia y positiva para el índice de diversidad de Shannon (Figuras 4.31 y 4.32), justo al contrario de lo que ocurría con el resto de variables del territorio. Es decir, en localidades con mayor temperatura media se registra mayor diversidad de especies y, por tanto, menor dominancia.

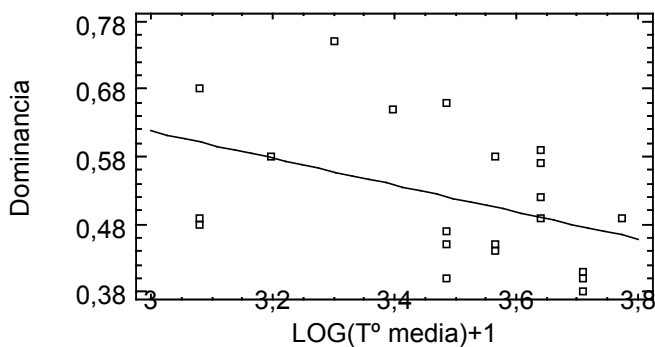


Figura 4.31. Relación entre la temperatura media (cuyos valores fueron transformados logarítmicamente) y el índice de dominancia.

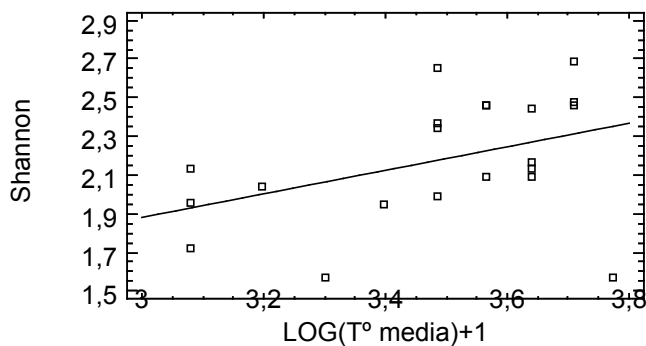


Figura 4.30. Relación entre la temperatura (cuyos valores fueron transformados logarítmicamente) y el índice de diversidad de Shannon.

Como es sabido, la temperatura media está fuertemente relacionada con la altitud, obteniéndose con los datos del presente estudio una correlación negativa para un 99% de confianza ($r = -0.98$; $R^2 = 95.61$; $p < 0.01$). Este tipo de relación se ve lógicamente reflejado

en el tipo de dependencia encontrado con la diversidad de especies y la dominancia, de modo que, a medida que aumenta la altitud, disminuye la temperatura media de la localidad, así como su diversidad, aumentando la dominancia de unas pocas especies.

Los insectos, debido a su poiquilothermia, dependen en gran medida de la temperatura ambiente, teniendo que desarrollar adaptaciones y mecanismos especiales para tolerar las bajas temperaturas (BLOCK *et al.*, 1990; SINCLAIR *et al.*, 2003). Debido a esto, la temperatura condiciona enormemente la distribución de los insectos, de modo que cambios en la temperatura ambiente, como los asociados en los últimos años al cambio climático, pueden conllevar a su vez cambios en dichos rangos de distribución (TURCHETTO & VANIN, 2004, 2010), e incluso la extinción de algunas especies (HILL *et al.*, 2002; WILSON *et al.*, 2005). Aunque quizá el efecto más claro de la temperatura sobre la distribución de los insectos puede encontrarse en la estacionalidad. Como ocurre con el resto de insectos, la mayor parte de las especies de dípteros sarcosaprófagos están ausentes o cuentan con escasos efectivos en los meses más fríos (SCHROEDER *et al.*, 2003; HWANG Y TURNER, 2005), encontrando una clara preferencia por las estaciones con las temperaturas más cálidas.

El hecho de que no todas las especies de insectos sean capaces de adaptarse con éxito a temperaturas frías explica la mayor diversidad encontrada en localidades con temperaturas medias más cálidas, que serán además, tal y como se ha indicado, localidades situadas a menor altitud. En dichas localidades, con condiciones más favorables, la competencia por los recursos (en este caso, la carroña) será mayor, lo que se traduce en una menor dominancia por parte de unas pocas especies y unos valores más altos de diversidad. Por el contrario, en las localidades situadas a una mayor altitud, sólo unas pocas especies parecen estar bien adaptadas a las bajas temperaturas, con lo que apenas encontrarán competencia y dominarán claramente en el ecosistema, obteniéndose por tanto unos valores menores de diversidad.

En conclusión, los anteriores apartados han puesto de manifiesto que las comunidades de dípteros sarcosaprófagos en los ecosistemas naturales del centro peninsular son bastante ricos en especies (con localidades con más de cuarenta especies inventariadas, ver tabla 4.1), aunque por lo general dichas comunidades suelen estar claramente dominadas por unas pocas especies (ver figuras 4.4 a

4.24). Estos resultados pueden explicarse desde el punto de vista de la carroña como un recurso rico en nutrientes, pero también escaso y efímero. Así, debido a que es un recurso rico en proteínas y altamente nutritivo, es lógico pensar que la carroña atraerá a un gran número de especies de insectos, no sólo estrictamente necrófagos sino también saprófagos y oportunistas, como se explicó en el capítulo 3. Pero también hay que recordar que la carroña no es sólo una fuente de alimento para insectos sarcosaprófagos, sino que soporta un complejo sistema de relaciones tróficas entre diferentes grupos de insectos, convirtiéndose en un microhábitat en el que también tienen cabida especies que depredan o parasitan sobre las larvas de insectos necrófagos (ver por ejemplo NUORTEVA, 1970; PAYNE, 1971), incluidas especies de dípteros que pueden actuar como depredadoras facultativas (DEL BIANCO FARIA & CONDE GODOY, 2001). Además, la carroña no sirve únicamente como sustrato al que determinadas especies de dípteros acuden a buscar alimento, sino que en algunos casos sirve también como lugar de encuentro para el cortejo y la reproducción, como ocurre en el caso de varias especies de Heleomyzidae y Piophilidae (BONDURIANSKY, 2003; FIEDLER *et al.*, 2008). Dentro de semejante marco, no es de extrañar que el número de especies de dípteros sarcosaprófagos inventariadas en este y otros estudios sea siempre elevado, en localidades y latitudes muy diferentes (ver por ejemplo BRAACK, 1986; SUKONTASON *et al.*, 2003; MARTÍNEZ *et al.*, 2007; FIEDLER *et al.*, 2008), lo que explica la independencia de la riqueza de especies frente a las variables climáticas y topográficas del territorio observada en el presente estudio.

Por otro lado, antes se ha mencionado que la carroña es un recurso altamente nutritivo pero también escaso y efímero, lo que implica el desarrollo de una intensa competencia entre las especies de dípteros sarcosaprófagos. Las diferencias en las habilidades competitivas de las distintas especies tienen como resultado una mayor mortalidad, un menor tamaño en la fase adulta o incluso la exclusión de determinadas especies (MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 2007), al tiempo que aquellas especies más competitivas serán claramente dominantes, influyendo en los valores obtenidos para los índices de diversidad. En condiciones menos favorables (como por ejemplo en localidades situadas a mayor altitud, en las que se registran menores temperaturas), una o pocas especies consiguen acaparar la mayor parte del recurso, por lo que los estados larvarios del resto de especies estarán sujetos a severas limitaciones para obtener alimento, siendo

por tanto incapaces de producir una numerosa población adulta que a su vez pueda explotar los recursos disponibles (BRAACK, 1987). En definitiva, el número de especies con habilidades altamente competitivas será reducido, incrementándose así los valores de dominancia, en detrimento de los valores de diversidad.

Capítulo 5

Estacionalidad y fenología

En las regiones templadas, la existencia de diferentes periodos estacionales a lo largo del año es de sobra conocida (WOLDA, 1988). Las flores, los frutos, las aves o los insectos son significativamente más abundantes durante un periodo determinado del año, frecuentemente el mismo para todos ellos (BENTON *et al.*, 2002). Es obvio también que a mayores latitudes se reduce el periodo óptimo para la reproducción de los organismos, así como su tiempo de máxima actividad (DANKS, 1978). Todas estas cuestiones se dan por supuestas, pero es cierto que, si se estudian con detenimiento, puede encontrarse en los organismos una amplia variedad de patrones estacionales, frecuentemente incluso dentro de la misma localidad, lo que demuestra que se trata en realidad de un asunto mucho más complejo (WOLDA, 1988).

El área de conocimiento que estudia la relación existente entre el momento en que ocurren los fenómenos biológicos estacionales y los factores medioambientales clave se conoce como fenología (TAUBER & TAUBER, 1976). Se dice que un fenómeno biológico es estacional si dicho fenómeno, o su expresión máxima, ocurre predeciblemente en el mismo momento del año, cada año en el que ocurra dicho fenómeno (WOLDA, 1988). La importancia de los estudios sobre la fenología y estacionalidad de los organismos queda de manifiesto a la hora de abordar cualquier investigación sobre seres vivos (ya sea de tipo ecológico, fisiológico, de comportamiento, etc.) que relacione los fenómenos biológicos con el medio natural, ya que debe tenerse en cuenta que los procesos fisiológicos y bioquímicos de los orga-

nismos nos son estáticos, y que sus respuestas cambian a través de las diferentes fases fenológicas (TAUBER & TAUBER, 1976). Además, en el caso concreto de los insectos se puede observar una gran variedad de adaptaciones estacionales, algo probablemente relacionado con su pequeño tamaño, su corto periodo de vida (DANKS, 2006) y su mayor variabilidad genética en comparación con muchas plantas o vertebrados (BRADSHAW, 1974).

Aunque la única forma de garantizar que un fenómeno biológico observado sigue un patrón estacional, en el sentido de que los picos de valor máximo se dan en el mismo momento año tras año, es estudiando datos de varios años de muestreo (WOLDA, 1988), la dificultad para llevar a cabo un estudio de tal magnitud ha condicionado enormemente el número de trabajos realizados. Además, el número de estudios fenológicos a largo plazo son particularmente escasos en la región mediterránea (GORDO & SANZ, 2005). En cualquier caso, los datos del presente estudio, recogidos durante doce meses de muestreo (desde junio de 2006 a mayo de 2007) permiten analizar las fluctuaciones estacionales de los agregados de especies de dípteros sarcosaprófagos capturados en los diferentes hábitats considerados, así como el estudio de la fenología de las especies más representativas y abundantes en las capturas, a lo largo de las cuatro estaciones de un año completo.

5.1 – VARIACIÓN ESTACIONAL EN EL NÚMERO DE ESPECIES Y EJEMPLARES

5.1.1 – Variaciones estacionales

La tabla 5.1 muestra el número ejemplares capturados, así como el número de especies inventariadas, en cada uno de los doce meses de muestreo, en todas las localidades consideradas. Las fluctuaciones estacionales en el año de muestreo del número de ejemplares capturados (representados como porcentajes) y del número de especies inventariadas se representan gráficamente en las figuras 5.1 y 5.2, respectivamente.

Mes	Nº ejemplares	%	Nº especies
Junio	2696	12.14	44
Julio	5779	26.03	50
Agosto	4950	22.29	43
Septiembre	2503	11.27	46
Octubre	1989	8.96	40
Noviembre	461	2.07	23
Diciembre	135	0.61	10
Enero	225	1.02	12
Febrero	576	2.59	18
Marzo	313	1.41	21
Abril	1204	5.43	38
Mayo	1371	6.18	34
TOTAL	22202	100%	

Tabla 5.1. Número de ejemplares capturados y número de especies inventariadas en cada uno de los doce meses de muestreo (entre junio de 2006 y mayo de 2007) en todas las localidades de estudio.

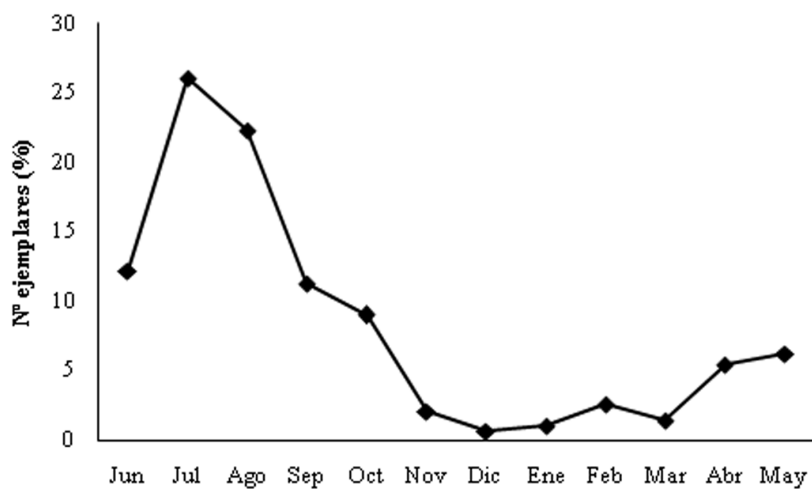


Figura 5.1. Fluctuación estacional del número total de ejemplares capturados (representados como porcentajes del total capturado) cada uno de los doce meses de muestreo (entre junio de 2006 y mayo de 2007) en todas las localidades de estudio.

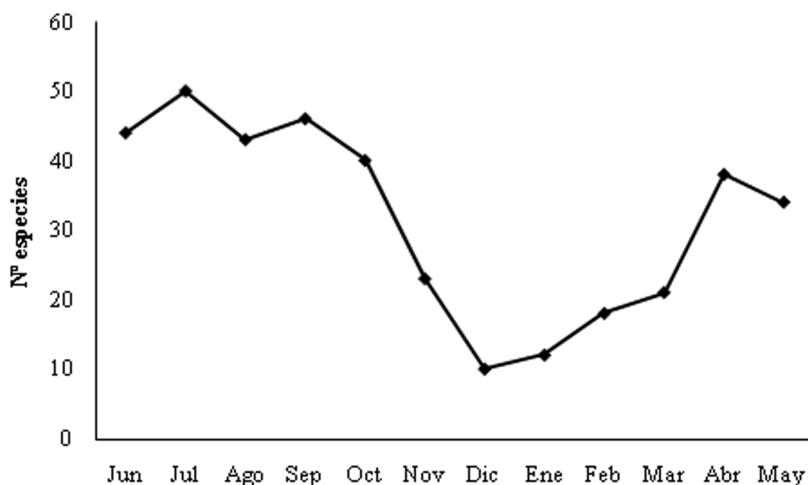


Figura 5.2. Fluctuación estacional del número total de especies inventariadas en cada uno de los doce meses de muestreo (entre junio de 2006 y mayo de 2007) en todas las localidades de estudio.

Analizando las dos figuras puede observarse cómo ambas presentan sus valores máximos en el mes de julio, pero mientras el número de especies inventariadas parece alcanzar otros dos picos de abundancia en los meses de septiembre y abril (Figura 5.2), el número de ejemplares capturados decrece claramente, repuntando sólo ligeramente en los meses de abril y mayo (Figura 5.1).

La fluctuación estacional en el número de ejemplares parece indicar que claramente el periodo óptimo en el que se capturó el mayor número de ejemplares de dípteros sarcosaprófagos correspondió a la estación cálida, concretamente al mes de julio. Se establece que el periodo reproductivo y de máxima actividad de los insectos debe reunir una serie de requisitos: las condiciones físicas y ambientales deben ser tolerables, los depredadores, parasitoides y patógenos no deben ser demasiado prevalentes y, sobre todo, debe existir disponibilidad de alimento (WOLDA, 1988). El ejemplo más claro de la importancia de la disponibilidad de alimento y su relación con la estacionalidad de los insectos se encuentra probablemente en los insectos polinizadores, cuya aparición se produce fundamentalmente en primavera, coincidiendo con la floración (GORDO & SANZ, 2005). En el caso de los insectos carroñeros, es en los periodos más cálidos cuando existe una mayor disponibilidad de cadáveres de pequeños mamíferos (WERNER & RAFFA, 2003), que suponen la principal

fuelle de alimento para estos animales. Por otro lado, el aumento de la temperatura que condiciona el comienzo de las estaciones más cálidas es a la vez el que determina las dinámicas de población de los insectos, así como otros aspectos de su biología, como los procesos fisiológicos y las relaciones interespecíficas (KINGSOLVER, 1989). La temperatura actúa por tanto como un instrumento activando y determinando las tasas de desarrollo y la actividad reproductiva de los insectos (WOLDA, 1988), de manera que los modelos sobre patrones estacionales son generalmente correctos si se elaboran en base a la temperatura (ver por ejemplo HOCHBERG *et al.*, 1986; KEMP & ON-SAGER, 1986). No obstante, otras variables relacionadas con el cambio de estación, como la radiación solar y la duración de los días, también condicionan los periodos de máxima actividad de los insectos (TAUBER & TAUBER, 1981). Los periodos del año con mayor temperatura y luminosidad favorecen no sólo una mayor actividad de los insectos necrófagos, sino también una mayor tasa de descomposición de la carroña, lo que a su vez atrae y soporta una mayor densidad de estos insectos (MANN *et al.*, 1990; SHEAN *et al.*, 1993; KOMAR, 1998).

Por otro lado, las fluctuaciones estacionales en el número de especies inventariadas (Figura 5.2) también parecen señalar a los periodos más cálidos del año como aquellos en los que se alcanzan las cifras más altas. Sin embargo, mientras que en el número total de ejemplares capturados se observaba un único pico de abundancia (Figura 5.1), en el caso del número de especies se observan hasta tres picos, correspondientes a los meses de julio, septiembre y abril, con una profunda depresión entre los dos últimos que alcanza su mínimo en el mes de diciembre (Figura 5.2). En realidad, este patrón encaja con la dinámica estacional observada en la fauna de insectos de las regiones templadas. En dichas regiones, la composición faunística responde a una progresión estacional de aparición de diferentes especies, de manera que la aparición de una especie determinada ocurre en un momento concreto de la estación reproductiva y suele ser de corta duración (SCOTT & EPSTEIN, 1987). Así, las explosiones demográficas de las diferentes especies tienden a solaparse de un modo escalonado, cubriendo un periodo completo (WOLDA, 1988). La carroña es un recurso particularmente efímero y escaso, por lo que existe una competencia interespecífica extremadamente alta en las comunidades de dípteros necrófagos (HANSKI & KUUSELA, 1977; MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 2007). Sin embargo, las diferencias entre las fenologías de las distintas especies facilitan su coexistencia aprovechando el mismo tipo

de recurso en las regiones templadas, donde los cambios estacionales son patentes (HANSKI & KUUSELA, 1980; HANSKI, 1987). Un patrón de este tipo daría lugar a una dinámica como la observada en el presente estudio (Figura 5.2), donde determinadas especies podrían aparecer en otros momentos del año diferentes del periodo óptimo, haciéndolo por tanto con un menor número de efectivos, pero evitando así la competencia directa con otras especies (BRAACK, 1987; HANSKI, 1987). Por otro lado, no hay que olvidar en el recuento de especies aquellas cuyos adultos son activos durante todo o la mayor parte del año, pero que presentan un claro pico máximo de abundancia en la estación óptima (WOLDA, 1988).

Queda de manifiesto por tanto la influencia de los cambios estacionales en el número de especies de los dípteros sarcosaprófagos y en su abundancia. Esta influencia ya estaba bien documentada para este grupo de insectos (ver por ejemplo LOPES DE CARVALHO & LINHARES, 2001; ARCHER & ELGAR, 2003; GRASSBERGER & FRANK, 2004; VOSS *et al.*, 2009), observándose en todos los casos patrones similares a los del presente trabajo. La evidencia señala que, en cualquier caso, en los meses más cálidos se observa un mayor número de especies de dípteros sarcosaprófagos en ambientes naturales, así como un mayor número de individuos (ver por ejemplo DAVIES, 1999; SCHROEDER *et al.*, 2003). Incluso en las zonas tropicales, donde los cambios estacionales de temperatura suelen ser mínimos, la densidad de individuos de las principales especies de dípteros necrófagos es significativamente mayor en verano, frente al invierno o las estaciones de lluvia (LERTTHAMNONGTHAM *et al.*, 2003). Sin embargo, bien es cierto que si a mayores latitudes se puede observar una reducción de la estación reproductiva (WOLDA, 1988) probablemente también puedan observarse cambios en las fluctuaciones estacionales a una escala local, en base a aquellos factores que tienen mayor influencia en el clima local, como ocurre con la altitud (ver capítulo 2). Por tanto, es necesario estudiar las variaciones estacionales en los diferentes pisos bioclimáticos y hábitats muestreados, con el fin de comprobar si existen diferencias entre las localidades.

5.1.2 – Variaciones estacionales en los diferentes pisos bioclimáticos y hábitats

La tabla 5.2 muestra el número ejemplares capturados, así como el

número de especies inventariadas, en cada uno de los doce meses de muestreo, en los tres pisos bioclimáticos considerados. Las fluctuaciones estacionales en el año de muestreo del número de ejemplares capturados (representados como porcentajes) y del número de especies inventariadas en los tres pisos bioclimáticos pueden observarse gráficamente en las figuras 5.3 y 5.4, respectivamente.

Piso bioclimático	Mes	Nº ejemplares	%	Nº especies
Mesomediterráneo	Junio	1088	9.68	27
	Julio	2483	22.09	28
	Agosto	2337	20.08	33
	Septiembre	1487	13.23	33
	Octubre	1420	12.65	37
	Noviembre	343	3.05	17
	Diciembre	124	1.1	9
	Enero	39	0.34	7
	Febrero	250	2.23	12
	Marzo	281	2.5	18
	Abril	756	6.74	30
	Mayo	629	5.59	28
	TOTAL	11237	100%	
Supramediterráneo	Junio	1059	12.18	31
	Julio	2252	25.91	36
	Agosto	2544	29.27	29
	Septiembre	965	11.1	35
	Octubre	407	4.7	16
	Noviembre	100	1.15	14
	Diciembre	11	0.12	5
	Enero	149	1.71	10
	Febrero	177	2.03	14
	Marzo	29	0.33	8
	Abril	366	4.21	19
	Mayo	633	7.29	18
	TOTAL	8692	100%	

Tabla 5.2. Número de ejemplares capturados y número de especies inventariadas en cada uno de los doce meses de muestreo (entre junio de 2006 y mayo de 2007) en los tres pisos bioclimáticos estudiados.

Piso bioclimático	Mes	Nº ejemplares	%	Nº especies
Oromediterráneo	Junio	549	24.37	15
	Julio	1024	45.45	20
	Agosto	69	3.06	15
	Septiembre	51	2.27	3
	Octubre	162	7.19	4
	Noviembre	18	0.8	5
	Diciembre	0	0	0
	Enero	37	1.64	4
	Febrero	149	6.61	8
	Marzo	3	0.13	2
	Abril	82	3.64	6
	Mayo	109	4.84	11
TOTAL		2253	100%	

Tabla 5.2. (Continuación) Número de ejemplares capturados y número de especies inventariadas en cada uno de los doce meses de muestreo (entre junio de 2006 y mayo de 2007) en los tres pisos bioclimáticos estudiados.

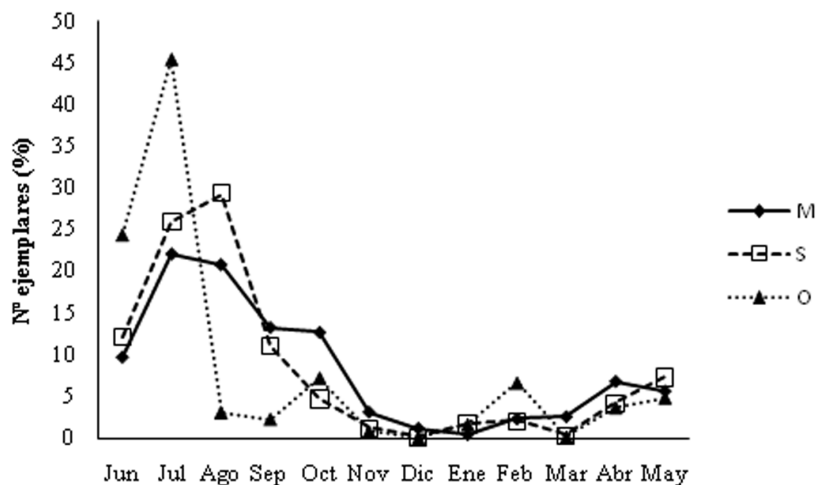


Figura 5.3. Fluctuación estacional del número total de ejemplares capturados (representados como porcentajes del total capturado) cada uno de los doce meses de muestreo (entre junio de 2006 y mayo de 2007) en los tres pisos bioclimáticos estudiados. M: piso mesomediterráneo; S: piso supramediterráneo; O: piso oromediterráneo.

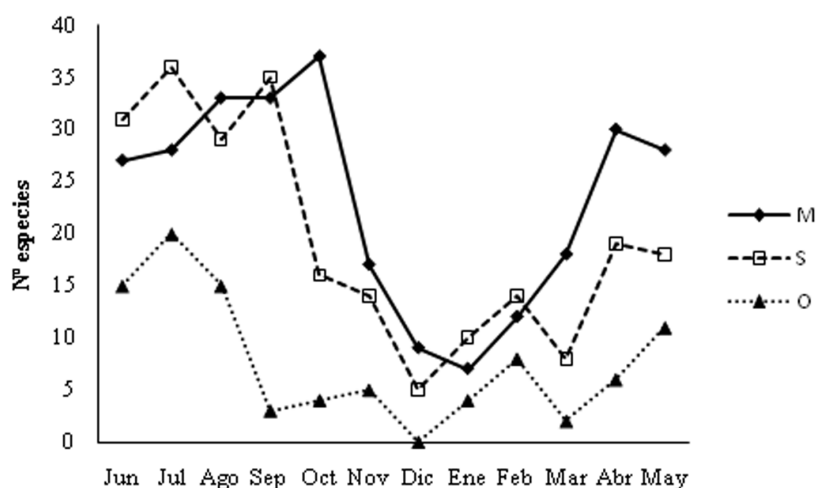


Figura 5.4. Fluctuación estacional del número total de especies inventariadas en cada uno de los doce meses de muestreo (entre junio de 2006 y mayo de 2007) en los tres pisos bioclimáticos estudiados. M: piso mesomediterráneo; S: piso supramediterráneo; O: piso oromediterráneo.

Como puede observarse, el patrón de variación estacional es similar en los tres pisos bioclimáticos, tanto en el caso del número de ejemplares capturados (Figura 5.3) como en el del número de especies inventariadas (Figura 5.4). A su vez, el perfil de ambas gráficas es similar al observado para todas las localidades de muestreo en conjunto (Figuras 5.1 y 5.2). No obstante, puede puntualizarse una serie de diferencias analizando las figuras con atención.

En primer lugar, en el caso de las fluctuaciones estacionales en el número de ejemplares capturados, los tres pisos bioclimáticos responden al patrón de un claro pico de abundancia coincidiendo con la estación más cálida del año (Figura 5.3), tal y como se había puesto de manifiesto al estudiar las variaciones en el número de capturas en conjunto (Figura 5.1). Sin embargo, ese pico de abundancia es mucho más acusado en el piso oromediterráneo, donde coincide con el mes de julio, mientras que en los pisos mesomediterráneo y supramediterráneo el mayor porcentaje de capturas está más repartido entre los meses de julio y agosto. Además, mientras en el piso oromediterráneo el número de ejemplares capturados desciende bruscamente tras alcanzar el pico máximo, este descenso parece ser mucho más atenuado en los otros dos pisos bioclimáticos, y especialmente en el piso mesomediterráneo, donde el descenso en el número de individuos parece detenerse entre los meses de septiembre y octubre (Figura 5.3).

La respuesta a estas diferencias en la variación estacional del número de individuos entre los distintos pisos bioclimáticos hay que buscarlas en las diferentes condiciones climáticas a las que están sometidos dichos pisos. Así, las menores temperaturas registradas en el piso bioclimático oromediterráneo, donde pueden existir heladas durante todo el año (RIVAS-MARTÍNEZ *et al.*, 1987), implican un clima considerablemente más frío que el de las localidades situadas en los pisos mesomediterráneo y supramediterráneo. En las localidades más frías, el periodo de actividad de los insectos es mucho más reducido, con la mayor parte de los individuos concentrándose en un corto periodo de tiempo (DANKS, 1978; WOLDA, 1988). Un patrón que ha sido también observado en diferentes grupos de dípteros (ver por ejemplo WELCH, 1973; BARIBEAU & MAIRE, 1983). Por el contrario, las localidades más cálidas presentan condiciones favorables durante un periodo más amplio, lo que permite que los individuos de las diferentes especies de dípteros sarcosaprófagos estén activos durante un mayor periodo de tiempo (Figura 5.3). Si se analizan las fluctuaciones estacionales en cada uno de los hábitats estudiados en los pisos mesomediterráneo y supramediterráneo (Tablas 5.3 y 5.4; Figuras 5.5 y 5.6) se observa cómo este patrón se mantiene a grandes rasgos en todos los hábitats, aunque existen diferencias entre ellos. Así, en los hábitats pertenecientes al piso mesomediterráneo, la mayor parte de los individuos parecen repartirse en el periodo del año que cubre de junio a octubre, coincidiendo con los meses más cálidos del año (Tabla 5.3; Figura 5.5), y alcanzando el punto de máxima abundancia en distintos momentos dependiendo del hábitat muestreado. La mayor diferencia se encuentra en los encinares mesomediterráneos sobre suelos graníticos (MEg), donde el patrón parece ser más similar al observado en las localidades más frías, con un claro pico máximo de abundancia en el mes de julio (Figura 5.5). En este caso sin embargo no se produce un descenso tan brusco en el número de ejemplares como el que ocurría en el piso oromediterráneo después de dicho mes (Figuras 5.3). Por otro lado, entre los hábitats situados en el piso supramediterráneo se observan menos diferencias (Figura 5.6) y en ambos se mantiene la misma pauta. En este caso, eso sí, el periodo óptimo parece haberse reducido, de manera que son pocos los ejemplares capturados en los meses de septiembre y octubre. Este patrón está en concordancia con la propia naturaleza de los pisos bioclimáticos y con las respuestas de los insectos observadas en otros estudios (WOLDA, 1988), de manera que, tal y como había sido apuntado en este mismo párrafo, a medida que aumenta la altitud

y las condiciones climáticas cambian dando lugar a regímenes más fríos durante el año, el periodo de actividad de los insectos se reduce claramente. Esta reducción es, por tanto, más o menos progresiva desde el piso más cálido (mesomediterráneo) hasta el piso más frío (oromediterráneo), pasando por un piso con condiciones intermedias (supramediterráneo).

Hábitat	Mes	Nº ejemplares	%	Nº especies
MEc	Junio	238	7.37	19
	Julio	902	27.93	20
	Agosto	754	23.34	22
	Septiembre	345	10.68	24
	Octubre	372	11.52	29
	Noviembre	82	2.54	13
	Diciembre	47	1.45	8
	Enero	13	0.4	6
	Febrero	38	1.17	6
	Marzo	43	1.34	11
	Abril	154	4.77	18
	Mayo	242	7.49	18
	TOTAL	3230	100%	
MEy	Junio	99	3.76	12
	Julio	414	15.75	15
	Agosto	748	28.47	17
	Septiembre	255	9.71	19
	Octubre	382	14.54	21
	Noviembre	96	3.66	10
	Diciembre	72	2.74	4
	Enero	12	0.47	2
	Febrero	39	1.49	6
	Marzo	90	3.43	11
	Abril	257	9.78	16
	Mayo	163	6.20	14
	TOTAL	2627	100%	

Tabla 5.3. Número de ejemplares capturados y número de especies inventariadas en cada uno de los doce meses de muestreo (entre junio de 2006 y mayo de 2007) en los cuatro tipos de hábitat pertenecientes al piso mesomediterráneo.

Hábitat	Mes	Nº ejemplares	%	Nº especies
MEa	Junio	410	12.41	22
	Julio	418	12.65	18
	Agosto	592	17.91	22
	Septiembre	798	24.16	23
	Octubre	538	16.28	25
	Noviembre	76	2.3	8
	Diciembre	2	0.06	2
	Enero	7	0.21	2
	Febrero	86	2.61	8
	Marzo	100	3.02	10
	Abril	133	4.03	15
	Mayo	144	4.36	15
	TOTAL	3304	100%	
MEg	Junio	341	16.27	19
	Julio	769	36.69	17
	Agosto	243	11.59	18
	Septiembre	89	4.25	18
	Octubre	128	6.1	11
	Noviembre	89	4.25	9
	Diciembre	3	0.14	2
	Enero	7	0.33	4
	Febrero	87	4.16	9
	Marzo	48	2.3	7
	Abril	212	10.11	18
	Mayo	80	3.81	14
	TOTAL	2096	100%	

Tabla 5.3. (Continuación) Número de ejemplares capturados y número de especies inventariadas en cada uno de los doce meses de muestreo (entre junio de 2006 y mayo de 2007) en los cuatro tipos de hábitat pertenecientes al piso mesomediterráneo.

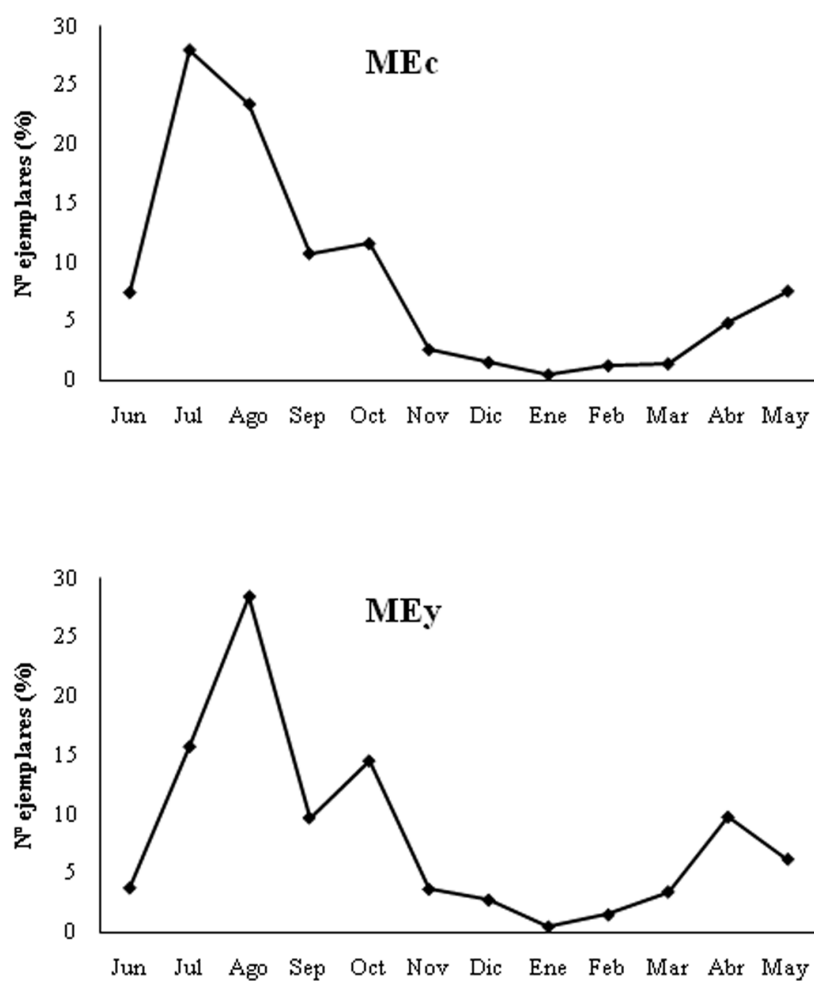


Figura 5.5. Fluctuación estacional del número total de ejemplares capturados (representados como porcentajes del total capturado) cada uno de los doce meses de muestreo (entre junio de 2006 y mayo de 2007) en los cuatro tipos de hábitat pertenecientes al piso mesomediterráneo.

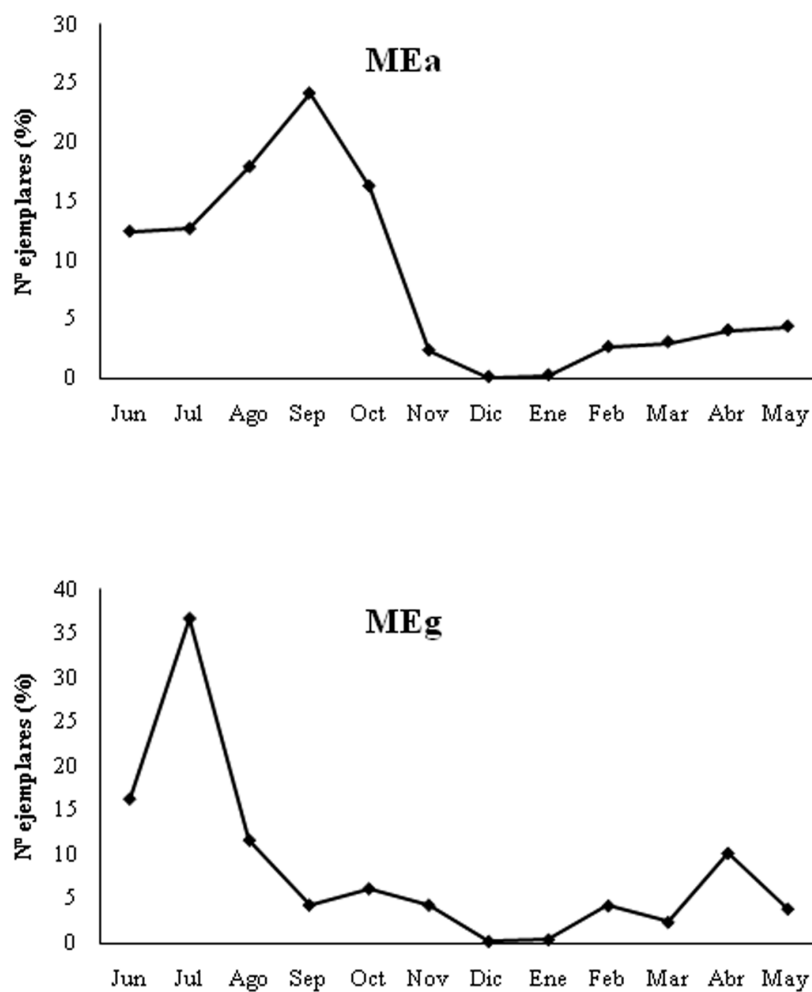


Figura 5.5. (Continuación) Fluctuación estacional del número total de ejemplares capturados (representados como porcentajes del total capturado) cada uno de los doce meses de muestreo (entre junio de 2006 y mayo de 2007) en los cuatro tipos de hábitat pertenecientes al piso mesomediterráneo.

Hábitat	Mes	Nº ejemplares	%	Nº especies
SEg	Junio	507	12.8	20
	Julio	1117	28.2	23
	Agosto	1097	27.7	23
	Septiembre	392	9.9	30
	Octubre	171	4.31	11
	Noviembre	80	2.01	12
	Diciembre	9	0.23	5
	Enero	42	1.06	6
	Febrero	76	1.92	12
	Marzo	25	0.63	8
	Abril	189	4.77	14
	Mayo	256	6.47	17
	TOTAL	3961	100%	
SRg	Junio	552	11.67	23
	Julio	1135	23.99	31
	Agosto	1447	30.6	23
	Septiembre	573	12.11	25
	Octubre	236	4.99	16
	Noviembre	20	0.42	7
	Diciembre	2	0.04	2
	Enero	107	2.26	10
	Febrero	101	2.13	10
	Marzo	4	0.08	1
	Abril	177	3.74	14
	Mayo	377	7.97	12
	TOTAL	4731	100%	

Tabla 5.4. Número de ejemplares capturados y número de especies inventariadas en cada uno de los doce meses de muestreo (entre junio de 2006 y mayo de 2007) en los dos tipos de hábitat pertenecientes al piso supramediterráneo.

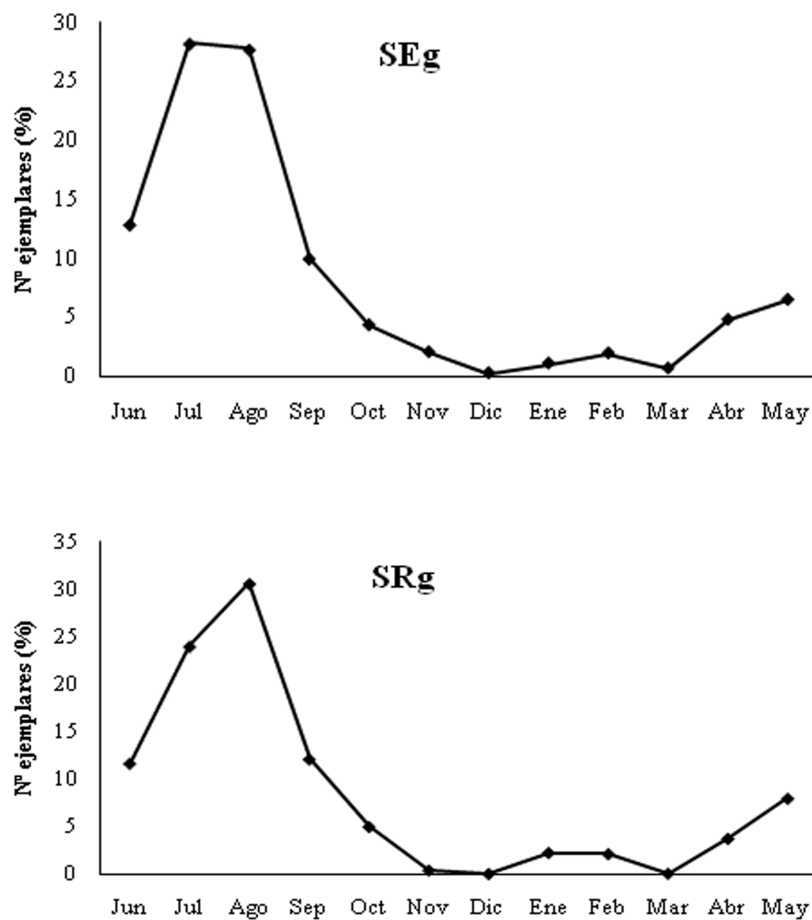


Figura 5.6. Fluctuación estacional del número total de ejemplares capturados (representados como porcentajes del total capturado) cada uno de los doce meses de muestreo (entre junio de 2006 y mayo de 2007) en los dos tipos de hábitat pertenecientes al piso supramediterráneo.

Respecto a las fluctuaciones en el número de especies (Figura 5.4), en este caso los tres pisos bioclimáticos parecen seguir, nuevamente con matizaciones, el mismo patrón. Quizá el aspecto que llama más la atención a primera vista es el hecho de que el número de especies inventariadas es, en todos los meses del año, significativamente inferior en el piso oromediterráneo en comparación con los pisos mesomediterráneo y supramediterráneo. Esta diferencia se atenúa en los meses más fríos del año, pero es significativamente

mayor en los meses más cálidos, y principalmente en aquellos que correspondían al periodo óptimo en el que se concentraba el mayor número de individuos (junio a octubre) (Figura 5.3). De cualquier modo, en los tres pisos se observa cómo en los meses más cálidos del año, coincidiendo con el verano y el principio del otoño, se concentra un mayor número de especies. Este número disminuye considerablemente durante los meses más fríos, para volver a aumentar con la llegada de la primavera (Figura 5.4).

Otro de los aspectos más destacables es que, en el piso mesomediterráneo, el mes en el que se inventarió el mayor número de especies fue octubre, mientras que en el piso supramediterráneo se observan dos picos correspondientes a julio y septiembre, y en el piso oromediterráneo un único pico, correspondiente al mes de julio (Figura 5.4). Analizando por separado los hábitats pertenecientes al piso mesomediterráneo (Figura 5.7) se observa el mismo patrón, excepto en los encinares mesomediterráneos sobre suelos graníticos (MEg), donde en este caso el patrón parece corresponder nuevamente al de un hábitat más frío, con los mayores números de especies inventariados en los meses de verano (junio a septiembre), así como en el mes de abril. Por otro lado, dentro del piso supramediterráneo, donde el mayor número de especies inventariadas se alcanzó en los meses de julio y septiembre (Figura 5.4), se puede observar cómo el pico alcanzado en el mes de julio corresponde en realidad a los robledales sobre suelos graníticos (SRg), mientras que el pico alcanzado en el mes de septiembre corresponde a los encinares sobre suelos graníticos (SEg) (Figura 5.8). Estos resultados parecen indicar nuevamente que, a medida que aumenta la altitud y las condiciones climáticas son más frías, el periodo de actividad de los insectos tiende a acortarse y concentrarse en el periodo más cálido del año, en concordancia con lo propuesto por WOLDA (1988). Además, el patrón observado en los tres pisos bioclimáticos (Figura 5.4), así como en los diferentes tipos de hábitat muestreados (Figuras 5.7 y 5.8), con una fluctuación estacional que presenta una profunda depresión durante los meses más fríos y a la vez un perfil irregular, con varios picos de mayor o menor magnitud repartidos a lo largo del año, responde a la progresión estacional de aparición de diferentes especies (SCOTT & EPSTEIN, 1987) apuntada anteriormente, y que favorecería la existencia de distintas especies explotando un mismo recurso, la carroña (HANSKI & KUUSELA, 1980; BRAACK, 1987; HANSKI, 1987).

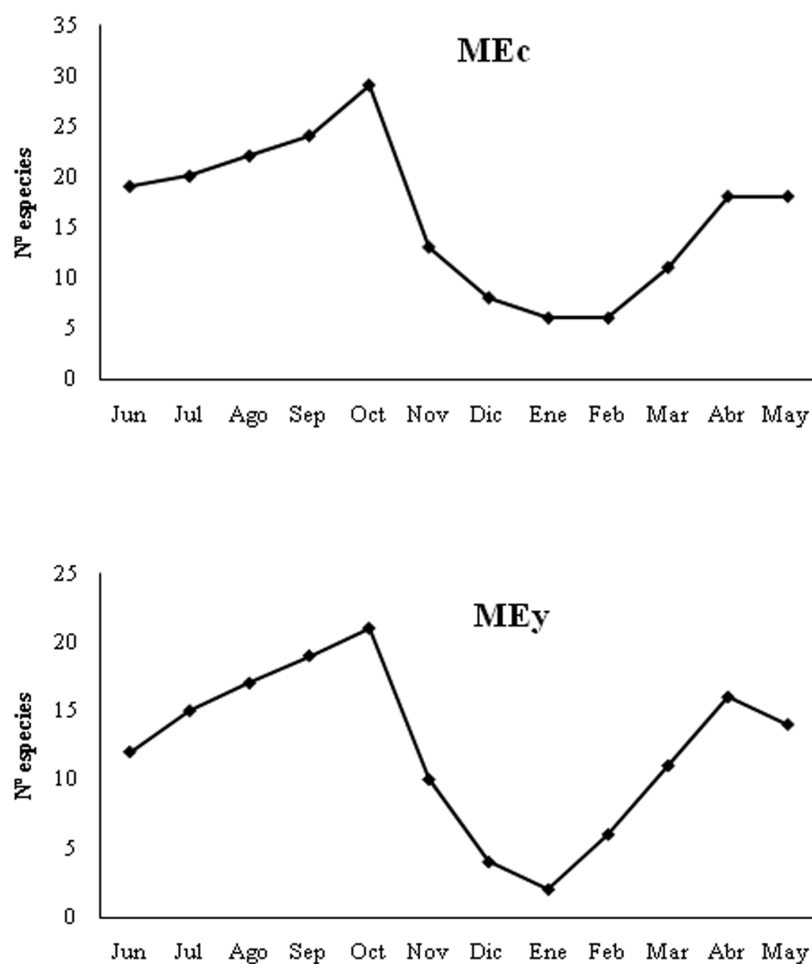


Figura 5.7. Fluctuación estacional del número total de especies inventariadas en cada uno de los doce meses de muestreo (entre junio de 2006 y mayo de 2007) en los cuatro tipos de hábitat pertenecientes al piso mesomediterráneo.

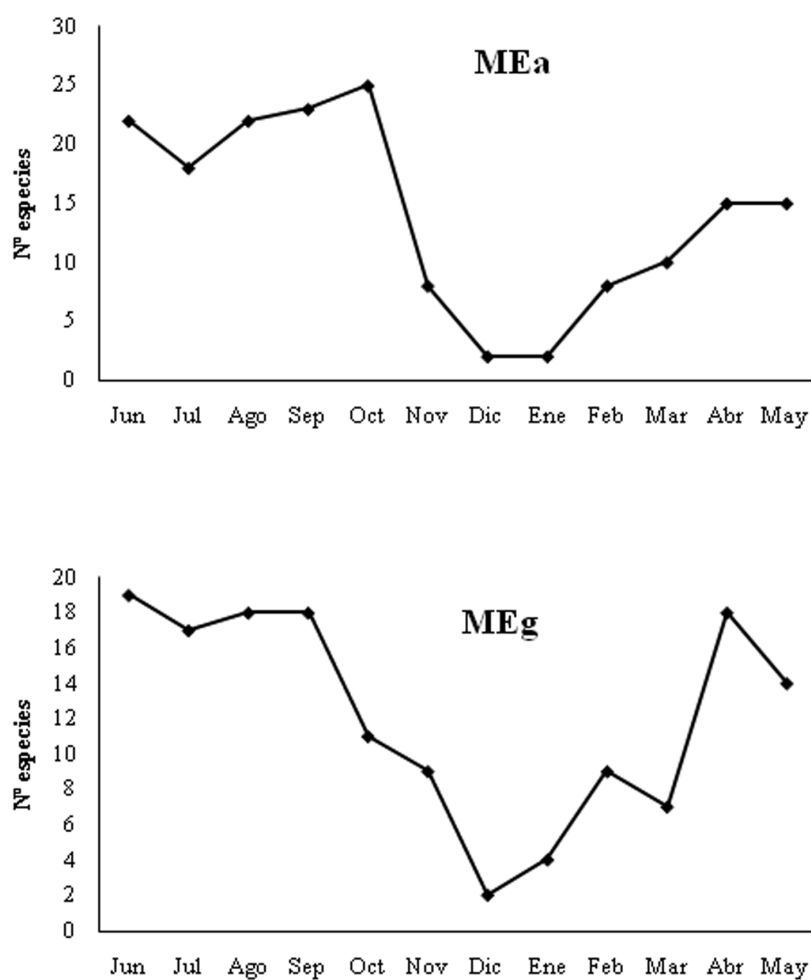


Figura 5.7. (Continuación) Fluctuación estacional del número total de especies inventariadas en cada uno de los doce meses de muestreo (entre junio de 2006 y mayo de 2007) en los cuatro tipos de hábitat pertenecientes al piso mesomediterráneo.

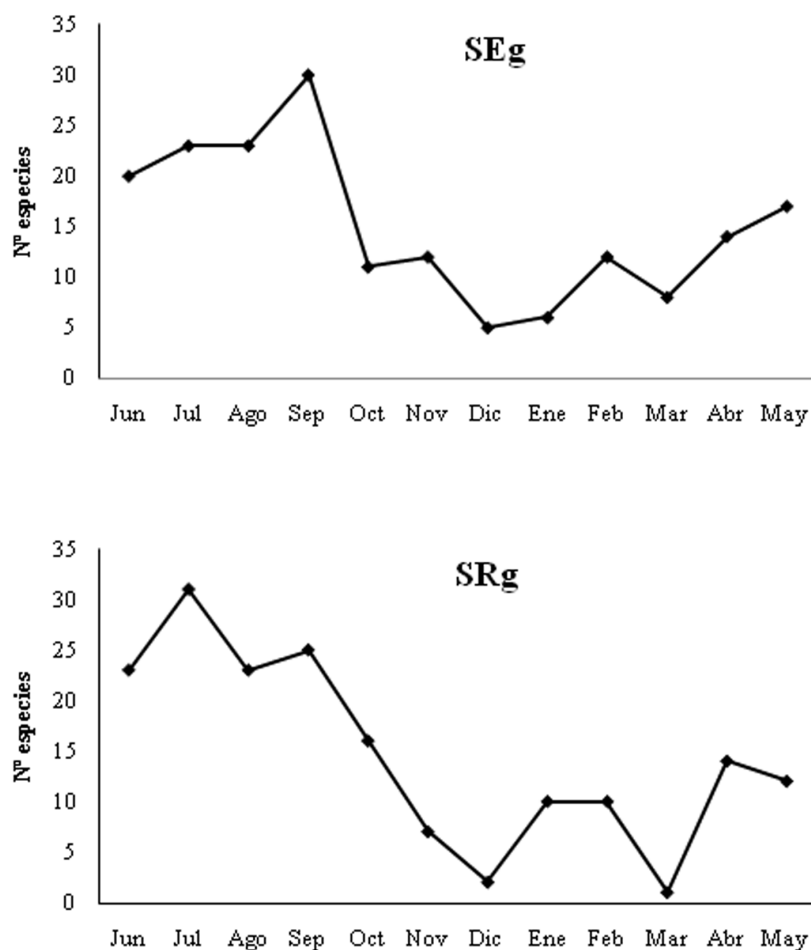


Figura 5.8. Fluctuación estacional del número total de especies inventariadas en cada uno de los doce meses de muestreo (entre junio de 2006 y mayo de 2007) en los dos tipos de hábitat pertenecientes al piso supramediterráneo.

Por último, resulta llamativo el pico observado en la fluctuación estacional del número de especies en los pisos supramediterráneo y oromediterráneo durante el mes de febrero (Figura 5.4), algo que también se observa en los encinares mesomediterráneos sobre suelos graníticos (MEg) (Figura 5.7), un hábitat en el que las variaciones estacionales de sus comunidades parecen responder a un patrón similar a las de los hábitats más fríos, como se señaló con anterioridad. Aparentemente, este patrón podría parecer contradictorio, puesto que implicaría que en las localidades más frías, donde las

condiciones óptimas para los insectos se concentran en un periodo muy reducido del año, existirían especies que preferiblemente aparecerían durante uno de los meses más fríos, cuando las condiciones climáticas son más desfavorables. Este hecho parece oponerse al patrón general propuesto por WOLDA (1988) y que ha sido expuesto en este capítulo, pero ya ese mismo autor advirtió que la frecuente impresión de que los insectos no están activos durante la estación fría no es siempre correcta. De hecho, se ha sugerido que existe una comunidad de dípteros invernales rica en especies en el centro y el norte de Europa (BÄHRMANN, 1996; HÄGVAR & GREVE, 2003). La fenología de estas especies, así como las hipótesis propuestas para explicar esta adaptación, serán discutidas más adelante, al abordar el estudio estacional de las especies más relevantes de forma independiente.

5.2 – RANGO Y AMPLITUD DE NICHOS ESTACIONAL

5.2.1 – Rango estacional

En el apartado anterior se ha estudiado la variación estacional del número total de ejemplares capturados y de especies inventariadas durante los doce meses de muestreo, en los diferentes pisos bioclimáticos y tipos de hábitats considerados. En el caso de las fluctuaciones en el número de especies inventariadas, se ha señalado que existe una progresión estacional de aparición de diferentes especies (SCOTT & EPSTEIN, 1987), de modo que la distribución estacional de las especies tiende a disponerse de forma escalonada, cubriendo el periodo reproductivo completo (WOLDA, 1988) y favoreciendo así la existencia de distintas especies explotando un mismo recurso (HANSKI & KUUSELA, 1980; BRAACK, 1987; HANSKI, 1987). Sin embargo, este patrón no implica que todas las especies estén presentes únicamente en un momento determinado, sino que en muchos casos los adultos son activos durante todo o gran parte del año, aunque presenten un único máximo estacional en el que se concentren la mayor parte de sus efectivos (WOLDA, 1988). Es interesante, por tanto, conocer cuál es el rango estacional de las especies (WOLDA, 1979), que en este caso hará referencia al número de meses (de los doce muestreados) en el que cada especie ha sido capturada.

La tabla 5.5 muestra el número (también expresado como porcentaje) de especies inventariadas para cada uno de los valores

de rango estacional (es decir, el número de meses en los que están presentes, por lo que los valores oscilarán entre 1 y 12, coincidiendo con los meses que duró el muestreo). Esta relación entre el número de especies inventariadas y su rango estacional se representa gráficamente en la Figura 5.9.

Rango estacional	Nº especies	%
1	23	26
2	13	15
3	6	7
4	12	14
5	8	9
6	2	2
7	7	8
8	4	5
9	3	3.5
10	3	3.5
11	3	3.5
12	3	3.5
TOTAL	87	100%

Tabla 5.5. Número de especies inventariadas (expresado también como porcentaje) para cada uno de los valores de rango estacional (número de meses en los que fueron capturadas).

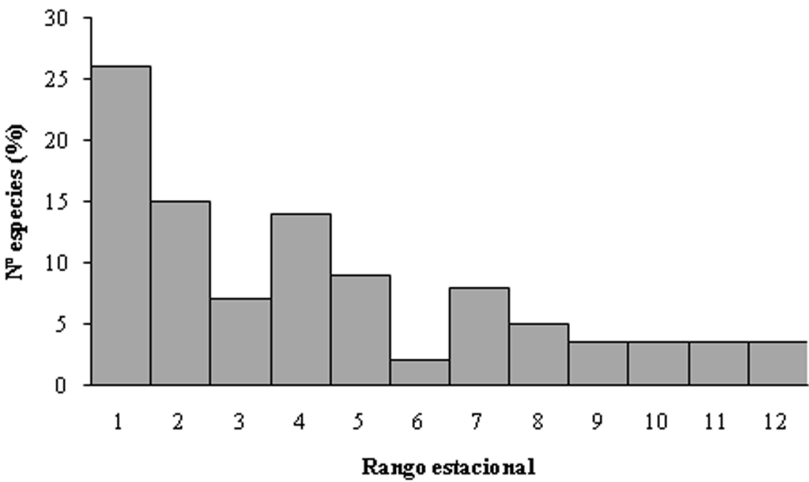


Figura 5.9. Porcentaje de especies inventariadas frente a sus valores de rango estacional (número de meses en los que fueron capturadas).

Como puede observarse, la mayor parte de las especies inventariadas en este estudio fueron capturadas en un único mes, seguidas por aquellas que parecen estar activas durante dos o cuatro meses del año. El resto de especies se distribuyen más o menos regularmente entre todos los rangos estacionales (Figura 5.9). Sólo un 3.5% de las especies inventariadas fue capturado en todos los meses del año (Tabla 5.5; Figura 5.9). Con el fin de observar si este patrón se mantiene en los tres pisos bioclimáticos estudiados, o si por el contrario existen diferencias entre ellos, se ha calculado el número de especies para cada rango estacional en cada uno de los pisos. Los resultados se muestran en la tabla 5.6 y en la figura 5.10.

Rango es- tacional	Mesomediterráneo		Supramediterráneo		Oromediterráneo	
	Nº especies	%	Nº especies	%	Nº especies	%
1	25	36	24	34	20	53
2	8	11	9	13	5	13
3	6	9	11	16	4	10
4	4	6	5	7	3	8
5	3	4	9	13	2	5
6	4	6	4	6	2	5
7	10	14	4	6	1	3
8	2	3	0	0	0	0
9	4	6	1	1	0	0
10	0	0	0	0	1	3
11	1	1	2	3	0	0
12	3	4	1	1	0	0
TOTAL	70	100%	70	100%	38	100%

Tabla 5.6. Número de especies inventariadas (expresado también como porcentaje) para cada uno de los valores de rango estacional (número de meses en los que fueron capturadas), en cada uno de los tres pisos bioclimáticos estudiados.

Analizando los rangos estacionales en cada uno de los pisos bioclimáticos por separado se puede observar cómo en todos ellos la mayor parte de las especies inventariadas continúa correspondiendo a aquellas que fueron capturadas únicamente en uno de los meses de muestreo (Figura 5.10). Esta proporción es aún mayor en el piso oromediterráneo, donde más de la mitad de las especies parecen estar activas únicamente durante un mes del año (Tabla 5.6). Es en este piso donde las especies de dípteros sarcosaprófagos presentan unos

rangos estacionales más estrechos, de modo que a mayor amplitud de rango estacional decrece el número de especies (Figura 5.10). Ninguna especie fue capturada en el piso oromediterráneo en todos los meses del año, ni tampoco se capturaron especies con un rango estacional de 8, 9 y 11 meses, y sólo una especie estuvo presente durante 7 y 10 meses del año (Tabla 5.6).

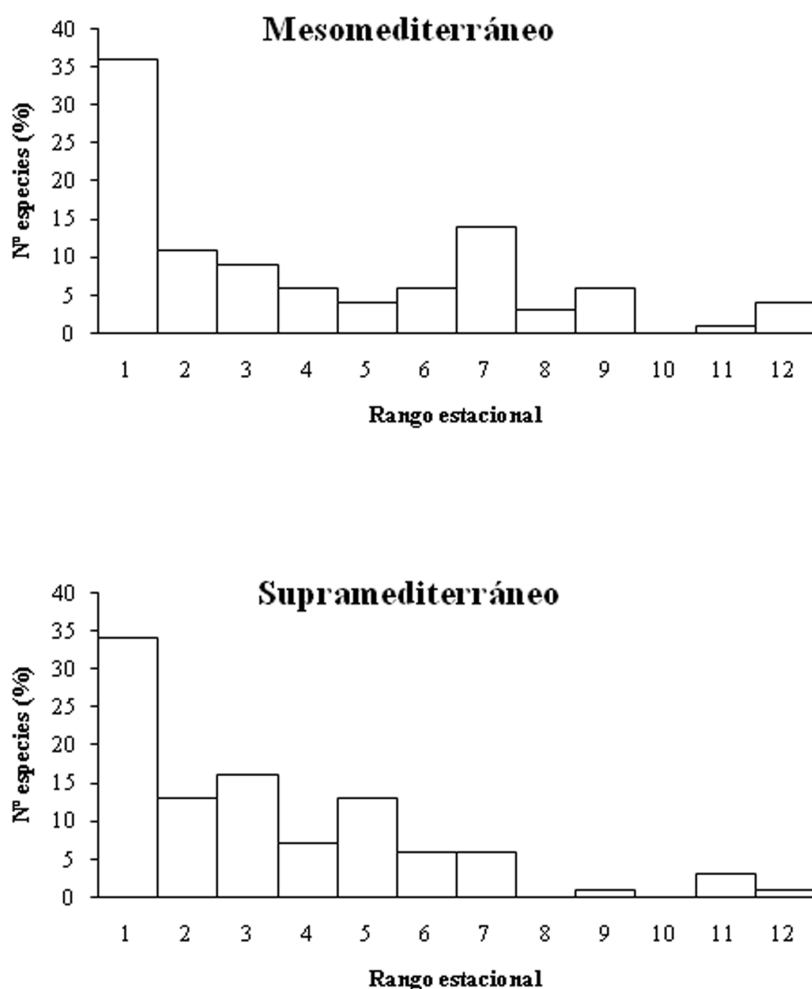


Figura 5.10. Porcentaje de especies inventariadas frente a sus valores de rango estacional (número de meses en los que fueron capturadas) en cada uno de los tres pisos bioclimáticos estudiados.

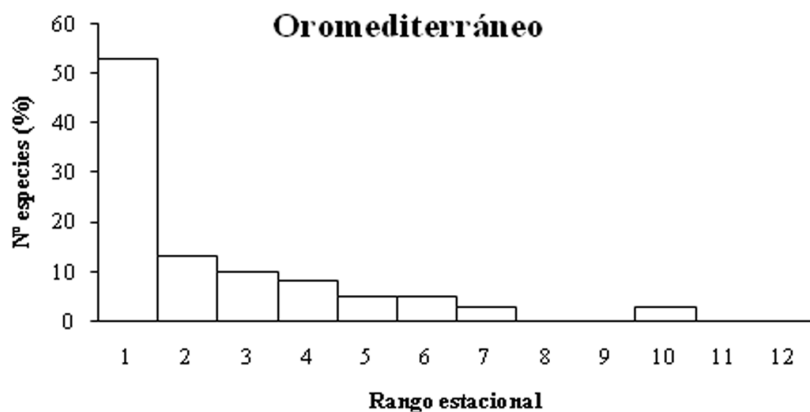


Figura 5.10. (*Continuación*) Porcentaje de especies inventariadas frente a sus valores de rango estacional (número de meses en los que fueron capturadas) en cada uno de los tres pisos bioclimáticos estudiados.

Por otro lado, en los pisos mesomediterráneo y supramediterráneo las especies presentan en líneas generales unos rangos estacionales más amplios. Así, en ambos pisos pueden encontrarse especies que permanecen activas durante todo el año, habiendo sido capturadas durante los doce meses de muestreo (Figura 5.10). Además, aunque la mayoría de las especies fueron capturadas en un único mes, puede observarse cómo un relativamente elevado porcentaje de especies se mantuvieron activas durante 7 meses (en el caso del piso mesomediterráneo) y durante 3 y 5 meses (en el caso del piso supramediterráneo), sin que en ninguno de los dos pisos se observe una disminución escalonada en el número de especies a medida que aumenta el rango estacional, como sí ocurre sin embargo en el piso oromediterráneo (Figura 5.10).

Estos resultados pueden explicarse por diferentes motivos. En primer lugar, no debe olvidarse que el tiempo y la duración del periodo de actividad de los insectos, así como la distribución de sus abundancias, depende en última instancia de las características fenológicas propias de cada especie (WOLDA, 1988), por lo que en el siguiente apartado se estudiará este aspecto de forma individual para las especies más representativas de este estudio. Sin embargo, es posible encontrar también explicaciones a un nivel más general, en base a las condiciones climáticas propias de cada medio y al tipo de

recurso explotado por este grupo de insectos. Respecto a este último aspecto, debe recordarse una vez más que la carroña es un recurso altamente nutritivo pero también escaso y efímero, por lo que la competencia por este recurso entre las especies de dípteros estrictamente necrófagos es muy intensa (MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 2007), como ya se ha apuntado en varias ocasiones. Esta competencia interespecífica puede suavizarse mediante el desarrollo de diferentes patrones fenológicos en las distintas especies, dando lugar a una segregación y sucesión temporal de las mismas (BRAACK, 1987; HANSKI, 1987; MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 2007). Esta estrategia podría favorecer, por tanto, la presencia de especies cuyo periodo de actividad se concentrase en un único mes del año, facilitando así su coexistencia (HANSKI, 1987). Además, no hay que olvidar la presencia habitual sobre la carroña de especies no estrictamente necrófagas, que acuden de forma eventual (BAZ *et al.*, 2010b) y que por lo tanto podrían haber sido capturadas únicamente en un momento determinado del periodo de muestreo, sin que eso implique que su rango estacional se limite al de las presentes capturas. En definitiva, las características propias de la carroña, así como de la comunidad de insectos que explota este recurso, podrían explicar el elevado porcentaje de especies cuyo rango estacional está limitado a un único mes del año en los tres pisos bioclimáticos estudiados (Figura 5.10).

Por último, deben tenerse también en cuenta las diferentes condiciones climáticas que caracterizan y determinan los distintos pisos bioclimáticos, y que forzosamente condicionan también el rango estacional y la fenología de las especies. De este modo, los bosques oromediterráneos, donde las condiciones climáticas son más duras y las temperaturas son sensiblemente más bajas durante la mayor parte del año, favorecen la concentración de la mayor parte de las especies y sus individuos en el corto periodo favorable, por lo que los rangos estacionales se reducen considerablemente (Figura 5.10). Las duras condiciones climáticas a las que estos bosques están sometidos dificultan además que los adultos puedan estar activos durante todo el año. En consecuencia, el número de especies inventariadas en este piso bioclimático es también significativamente menor que el de los pisos mesomediterráneo y supramediterráneo (Tabla 5.6). En estos dos tipos de piso bioclimático, sin embargo, el clima y las temperaturas se mantienen más suaves durante un mayor periodo del año, permitiendo la presencia de un mayor número de especies de insectos y una mayor amplitud de rango estacional para algunas especies. Este

hecho provoca además algunas diferencias entre ambos tipos de piso bioclimático. Así, el piso mesomediterráneo, situado a menor altura que el supramediterráneo, presenta unas condiciones climáticas más favorables que las de este último, permitiendo una mayor proporción de especies activas durante la mayor parte del año, muchas de ellas durante 7 o 9 meses. Por el contrario, el clima menos cálido del piso supramediterráneo implica que, aunque los rangos estacionales de las especies continúan siendo claramente más amplios que en el piso oromediterráneo, estos se reducen sensiblemente, limitándose mayoritariamente a periodos de 3 a 5 meses (Figura 5.10).

5.2.2 – Amplitud de nicho estacional de las especies más significativas

Hasta ahora se ha insistido en la idea de que muchas especies de dípteros sarcosaprófagos, frente a un recurso tan escaso y efímero como la carroña, presentan una segregación de nicho estacional como estrategia para mitigar la intensa competencia interespecífica por dicho recurso (MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 2007). En el apartado anterior se ha visto, además, cómo las especies son activas a lo largo de diferentes rangos estacionales, cuya mayor o menor amplitud parece estar condicionada por distintos factores como la naturaleza del propio recurso a explotar, las condiciones climáticas del medio o, en último término, las características propias de la especie (WOLDA, 1988). En este sentido, es interesante conocer y comparar los patrones estacionales de actividad y explotación de un determinado recurso (aquí, la carroña) por parte de las especies, para lo que se han propuesto varios parámetros (WOLDA, 1979). Probablemente el más utilizado es el índice de amplitud de nicho propuesto por LEVINS (1968), que responde a la siguiente fórmula:

$$B = 1 / \sum p_i^2$$

Donde B es la amplitud de nicho y p_i es la proporción de individuos encontrada en i unidades.

El índice de amplitud de nicho de Levins ha sido comúnmente aplicado en estudios sobre nichos tróficos y ecológicos (ver por ejemplo FALQUETO *et al.*, 2005; MACHADO DA SILVA *et al.*, 2005; CALDERÓN-ARGUEDAS & TROYO, 2007), así como al considerar el nicho estacional (ver por ejemplo DENNO & COTHAN, 1975; KOČÁREK, 2001). En

este último caso, el índice de Levins se calcula en base a i unidades de tiempo. Por tanto, en el presente estudio el cálculo se hizo considerando como unidades de tiempo el número de meses en el que la especie fue capturada durante el año de muestreo o, en otras palabras, considerando su rango estacional. El rango estacional puede representarse con las letras B_{\max} , puesto que corresponde en realidad al valor máximo de B , que se alcanzaría por tanto cuando todos los individuos se distribuyesen en la misma proporción en cada una de las unidades estudiadas, es decir, en este caso tendría un valor igual al número de meses en el que la especie ha sido capturada.

Los valores de B , por tanto, presentan un intervalo de valores (B_{\min} , B_{\max}), donde el valor mínimo, B_{\min} , corresponde al caso en el que todos los individuos de la especie se concentran en una única unidad, con lo que será en todos los casos igual a 1. Para estandarizar el valor de B en un intervalo (0, 1) se propone utilizar los valores máximo y mínimo de B mediante la siguiente fórmula (COLWELL & FUTUYMA, 1971; GARCÍA-DE LA PEÑA *et al.*, 2007):

$$Bs = B - B_{\min} / B_{\max} - B_{\min}$$

La tabla 5.7 muestra los valores del índice de amplitud de nicho estacional (B), así como su valor máximo (B_{\max}) y estandarizado (Bs) para cada una de las especies de dípteros sarcosaprófagos más representativas en este estudio. Para ello, se consideraron aquellas especies con más de 100 ejemplares capturados.

Familia	Especie	Nº ejemplares	B	B_{\max}	Bs
Calliphoridae	<i>C. albiceps</i>	4897	3.25	7	0.37
	<i>C. vicina</i>	2409	8.1	12	0.64
	<i>C. vomitoria</i>	1018	4.87	12	0.35
	<i>L. sericata</i>	494	6.4	9	0.67
	<i>P. vagabunda</i>	192	3.27	11	0.22
Muscidae	<i>M. levida</i>	5461	3.71	12	0.24
	<i>M. prolapsa</i>	346	3.73	10	0.3
	<i>M. stabulans</i>	309	3.9	8	0.41

Tabla 5.7. Valores del índice de amplitud de nicho estacional (B), valores máximos del índice (B_{\max}) y valores del índice estandarizado (Bs) para cada una de las especies más representativas del estudio (aquellas representadas por más de 100 ejemplares capturados).

Familia	Especie	Nº ejemplares	B	B _{max}	Bs
Muscidae	<i>M. domestica</i>	786	2.62	6	0.32
	<i>H. ignava</i>	328	3.01	8	0.28
	<i>P. pallida</i>	293	2.37	5	0.34
Heleomyzidae	<i>N. ruficeps</i>	745	1.56	8	0.08
	<i>H. captiosa</i>	339	2.99	5	0.49
	<i>S. bistrigata</i>	327	6.28	11	0.52
	<i>S. nemorum</i>	237	4.45	9	0.43
	<i>S. tuberiperda</i>	108	2.14	8	0.16
Sarcophagidae	<i>S. argyrostoma</i>	468	3.24	6	0.44
	<i>S. cultellata</i>	459	3.84	7	0.47
	<i>S. lehmanni</i>	151	4.88	9	0.48
	<i>S. latifrons</i>	253	2.43	7	0.23
Piophilidae	<i>P. nigrimana</i>	1052	2.83	7	0.3
Ulidiidae	<i>H. gyrans</i>	284	3.2	4	0.73

Tabla 5.7. Valores del índice de amplitud de nicho estacional (B), valores máximos del índice (B_{max}) y valores del índice estandarizado (Bs) para cada una de las especies más representativas del estudio (aquellas representadas por más de 100 ejemplares capturados).

Analizando los valores estandarizados del índice de amplitud de nicho estacional (Bs) se observa que las especies que presentan los mayores valores son *H. gyrans* (familia Ulidiidae), *C. vicina* y *L. sericata* (familia Calliphoridae) (Tabla 5.7). Paradójicamente, el rango estacional de la especie *H. gyrans* es el menor de todas las especies consideradas, estando presente en las capturas únicamente durante 4 meses del año (Tabla 5.7). Sin embargo, su elevada amplitud de nicho estacional indica que sus individuos se reparten de un modo bastante proporcional entre los pocos meses en los que la especie está activa. Por otro lado, *C. vicina* y *L. sericata* permanecieron activas durante todo el año (en el caso de *C. vicina*) o durante la mayor parte (en el caso de *L. sericata*), pero además sus elevados valores de Bs indican que sus individuos se reparten proporcionalmente durante todo ese periodo, lo que da una idea de la importancia de ambas especies en las comunidades de insectos sarcosaprófagos (TURNER, 1991). Respecto a *C. vicina*, las otras especies también presentes durante todo el periodo de muestreo, *C. vomitoria* (familia Calliphoridae) o *M. levida* (familia Muscidae) presentan unos valores de amplitud de nicho estacional significativamente menores (Tabla 5.7), indicando

que en realidad ambas especies son verdaderamente abundantes sólo durante pocos meses. Por otra parte, en el caso de *L. sericata*, DENNO & COTHRAN (1975) ya habían señalado que aunque las capturas anuales de esta especie son menores que las de otros Calliphoridae, su amplitud de nicho estacional es mayor que la de otras especies más abundantes, algo observado también en este estudio, al comparar los valores de esta especie con los de otros califóridos más numerosos, como *C. albiceps* o *C. vomitoria* (Tabla 5.7).

El resto de especies presentan unos valores dispares de amplitud de nicho estacional, aunque generalmente en torno a 0.3-0.5 (tabla 5.7). Destaca especialmente la especie *N. ruficeps*, que a pesar de estar presente durante gran parte del año, parece concentrarse en realidad en un corto periodo de tiempo, tal y como indica su baja amplitud de nicho estacional. En cualquier caso, este rango de valores es similar al obtenido para especies de coleópteros necrófagos de la familia Silphidae (KOČÁREK, 2001), y responde a lo esperado en una comunidad de insectos sarcosaprófagos, donde la existencia de diferencias en los periodos reproductivos de las especies contribuye a una mayor diversidad específica en dicha comunidad (HANSKI & KUUSELA, 1980). En este punto, es necesario estudiar la fenología de las especies más representativas de forma individual para poder conocer las diferencias entre sus patrones estacionales.

5.3 – FENOLOGÍA DE LAS ESPECIES MÁS REPRESENTATIVAS

A lo largo de este capítulo se ha insistido una y otra vez en la existencia de diferentes patrones estacionales por parte de las distintas especies de dípteros sarcosaprófagos de una comunidad, como estrategia para minimizar la competencia interespecífica y favorecer la coexistencia y diversidad de especies en dicha comunidad (HANSKI & KUUSELA, 1980; HANSKI, 1987; MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 2007). Además, se ha puesto de manifiesto que, aunque pueden establecerse patrones generales sobre la estacionalidad en los insectos, la fenología de cada especie depende en última instancia de sus características biológicas propias (WOLDA, 1988). Por ello, en este apartado se aborda el estudio individual de las especies más representativas en este trabajo, considerando de nuevo aquellas especies de las que se capturaron más de 100 ejemplares (Tabla 5.7). Se cuantificó además el patrón

de distribución espacio-temporal de cada especie aplicando un test de Chi-cuadrado no paramétrico, puesto que no puede asumirse que los datos de captura mediante trampas se distribuyan normalmente (MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 2000a). La distribución espacio-temporal de cada especie se estudió en relación con los distintos pisos bioclimáticos y las estaciones del año, considerando como capturas de verano las de los meses de junio, julio y agosto; de otoño las de los meses de septiembre, octubre y noviembre; de invierno las de los meses de diciembre, enero y febrero; y de primavera las de los meses de marzo, abril y mayo. Como el número de trampas utilizadas fue diferente dependiendo del piso bioclimático (se instalaron 36 trampas en el piso mesomediterráneo, 18 en el supramediterráneo y 9 en el oromediterráneo, ver capítulo 2) los datos de capturas se han relativizado calculando el número de individuos capturados por trampa. La tabla 5.8 muestra el número de capturas por trampa de cada una de las especies más representativas en cada una de las estaciones del año, de forma global y en cada uno de los tres pisos bioclimáticos estudiados, con el valor de χ^2 obtenido en cada uno de los casos y su nivel de confianza.

Familia	Especie	Verano	Otoño	Invierno	Primavera	X ²	P
Calliphoridae	<i>C. vicina</i>	4.98	14.19	4.88	14.17	8.9	*
	M	1.05	16.83	5.41	16.33	19.4	***
	S	6.28	14.33	4.55	12.44	7.1	n.s.
	O	18.11	3.33	3.44	9	17.11	***
	<i>C. vomitoria</i>	5.22	1.66	0.44	8.82	10.62	*
	M	0.08	0.55	0.11	3.05	6.36	n.s.
	S	10.94	3.88	1.16	23	29.26	n.s.
	O	14.3	1.66	0.33	3.55	24.5	***

Tabla 5.8. Datos de las capturas de las especies de dípteros sarcosaprófagos (representadas como número de capturas por trampa) más representativas en cada una de las estaciones del año, de forma global y en cada uno de los pisos bioclimáticos estudiados (M: mesomediterráneo, S: supramediterráneo, O: oromediterráneo). Se ofrece el valor de χ^2 (g.l.=3), con su correspondiente nivel de confianza: *: P<0.05; **: P<0.01; ***: P<0.001; n.s.: no significativo (P>0.05).

Familia	Especie	Verano	Otoño	Invierno	Primavera	X ²	P
Calliphoridae	<i>C. albiceps</i>	62.28	15.19	0	0.25	133.7	***
	M	86.97	16.69	0	0.41	197.3	***
	S	43.44	19.77	0	0.05	80.77	***
	O	1.22	0	0	0	3.66	n.s.
	<i>L. sericata</i>	1.95	3.77	0	2.11	3.64	n.s.
	M	2.47	5.91	0	3.27	6.1	n.s.
	S	1.77	1.38	0	0.77	1.82	n.s.
	O	0.22	0	0	0.11	0.4	n.s.
	<i>P. vagabunda</i>	0.06	0.31	1.6	1.06	1.96	n.s.
	M	0.02	0.36	0.13	0.33	0.37	n.s.
	S	0.11	0.38	0.5	0.66	0.39	n.s.
	O	0.11	0	9.6	4	17.85	***
Muscidae	<i>M. levida</i>	74.38	5.61	1.09	5.26	172.7	***
	M	21.88	7.75	0.55	4.69	29.49	***
	S	196.05	4.16	2.66	8.83	516.4	***
	O	41	0	0.11	0.44	120.2	***
	<i>M. prolapsa</i>	3.85	0.69	0.01	0.92	6.33	n.s.
	M	1.88	0.83	0	0.91	1.96	n.s.
	S	8.94	0.77	0.05	1.38	18.4	***
	O	1.55	0	0	0	4.65	n.s.
	<i>M. stabulans</i>	3.98	0.39	0	0.52	8.41	*
	M	5.91	0.61	0	0.91	12.02	**
	S	1.94	0.16	0	0	5.11	n.s.
	O	0.33	0	0	0	0.99	n.s.

Tabla 5.8. (Continuación) Datos de las capturas de las especies de dípteros sarcosaprófagos (representadas como número de capturas por trampa) más representativas en cada una de las estaciones del año, de forma global y en cada uno de los pisos bioclimáticos estudiados (M: mesomediterráneo, S: supramediterráneo, O: oromediterráneo). Se ofrece el valor de χ^2 (g.l.=3), con su correspondiente nivel de confianza: *: P<0.05; **: P<0.01; ***: P<0.001; n.s.: no significativo (P>0.05).

Familia	Especie	Verano	Otoño	Invierno	Primavera	X ²	P
Muscidae	<i>M. domestica</i>	7.52	4.95	0	0	13.52	**
	M	12.33	8.44	0	0	22.22	***
	S	1.61	0.44	0	0	3.38	n.s.
	O	0.11	0	0	0	0.33	n.s.
	<i>H. ignava</i>	4.68	0.25	0	0.26	11.79	**
	M	3.36	0.11	0	0.44	7.85	*
	S	9.66	0.66	0	0.05	25.79	***
	O	0	0	0	0	-	-
	<i>P. pallida</i>	2.57	2.07	0	0	4.74	n.s.
	M	0	0.08	0	0	0.24	n.s.
	S	8.88	7.11	0	0	16.38	***
	O	0.22	0	0	0	0.66	n.s.
Heleomyzidae	<i>N. ruficeps</i>	0.04	10.17	0.65	0.95	23.67	***
	M	0.08	13.25	0.97	1.55	29.3	***
	S	0	8.27	0.33	0.16	22.53	***
	O	0	1.66	0	0.11	4.48	n.s.
	<i>H. capitosa</i>	0	2.53	2.68	0.15	4.79	n.s.
	M	0	0	0	0	-	-
	S	0	0.27	7.27	0.5	18.41	***
	O	0	17.22	4.22	0.11	36.79	***
	<i>S. bistrigata</i>	0.49	1.84	1	1.85	41.43	n.s.
	M	0.02	1.69	1.69	2.72	2.44	n.s.
	S	0.16	3.05	0.11	0.44	6.38	n.s.
	O	3	0	0	1.22	5.72	n.s.

Tabla 5.8. (Continuación) Datos de las capturas de las especies de dípteros sarcosaprófagos (representadas como número de capturas por trampa) más representativas en cada una de las estaciones del año, de forma global y en cada uno de los pisos bioclimáticos estudiados (M: mesomediterráneo, S: supramediterráneo, O: oromediterráneo). Se ofrece el valor de χ^2 (g.l.=3), con su correspondiente nivel de confianza: *: P<0.05; **: P<0.01; ***: P<0.001; n.s.: no significativo (P>0.05).

Familia	Especie	Verano	Otoño	Invierno	Primavera	X ²	P
Heleomyzidae	<i>S. nemorum</i>	0.33	1.95	1.2	0.26	2.05	n.s.
	M	0	1.38	1.38	0.25	2.13	n.s.
	S	0	3.27	0.66	0.05	7.2	n.s.
	O	2.33	1.55	1.55	0.77	0.78	n.s.
	<i>S. tuberiperda</i>	0.38	0.09	0	1.23	2.21	n.s.
	M	0.61	0.16	0	2.16	3.98	n.s.
	S	0.05	0	0	0	0.15	n.s.
	O	0.11	0	0	0	0.33	n.s.
	<i>S. argyrostoma</i>	5.95	1.44	0	0.03	12.78	**
	M	7.91	2	0	0.05	16.77	***
Sarcophagidae	S	4.94	1.05	0	0	11.04	*
	O	0.11	0	0	0	0.33	n.s.
	<i>S. cultellata</i>	3.8	2.65	0	0.82	4.9	n.s.
	M	6.44	4.5	0	1.44	8.23	*
	S	0.38	0.27	0	0	0.68	n.s.
	O	0.11	0	0	0	0.33	n.s.
	<i>S. lehmanni</i>	1.42	0.88	0	0.07	2.34	n.s.
	M	1.72	0.8	0	0.08	2.94	n.s.
	S	1.55	1.5	0	0.11	2.74	n.s.
	O	0	0	0	0	-	-
	<i>S. latifrons</i>	3.63	0.33	0	0.04	9.28	*
	M	3.5	0.41	0	0.08	8.46	*
	S	5.66	0.33	0	0	15.47	**
	O	0.11	0	0	0	0.33	n.s.

Tabla 5.8. (Continuación) Datos de las capturas de las especies de dípteros sarcosaprófagos (representadas como número de capturas por trampa) más representativas en cada una de las estaciones del año, de forma global y en cada uno de los pisos bioclimáticos estudiados (M: mesomediterráneo, S: supramediterráneo, O: oromediterráneo). Se ofrece el valor de χ^2 (g.l.=3), con su correspondiente nivel de confianza: *: P<0.05; **: P<0.01; ***: P<0.001; n.s.: no significativo (P>0.05).

Familia	Especie	Verano	Otoño	Invierno	Primavera	X ²	P
Piophilidae	<i>P. nigri-</i> <i>mana</i>	13.66	0.33	0	2.69	29.82	***
	M	0	0.22	0	2.52	6.6	*
	S	3.16	0.72	0	3.72	5.21	n.s.
	O	89.3	0	0	1.33	261.4	***
Ulidiidae	<i>H. gyrans</i>	3.9	0.6	0	0	9.34	*
	M	1.75	0	0	0	8.25	*
	S	8.16	2.11	0	0	17.39	***
	O	0	0	0	0	-	-

Tabla 5.8. (Continuación) Datos de las capturas de las especies de dípteros sarcosaprófagos (representadas como número de capturas por trampa) más representativas en cada una de las estaciones del año, de forma global y en cada uno de los pisos bioclimáticos estudiados (M: mesomediterráneo, S: supramediterráneo, O: oromediterráneo). Se ofrece el valor de χ^2 (g.l.=3), con su correspondiente nivel de confianza: *: $P<0.05$; **: $P<0.01$; ***: $P<0.001$; n.s.: no significativo ($P>0.05$).

5.3.1 – Familia Calliphoridae

La figura 5.11 muestra la fenología de las especies más abundantes de Calliphoridae durante el presente estudio. Como ya había sido señalado, las especies *C. vicina* y *C. vomitoria* son las únicas de dicha familia que fueron capturadas todos los meses del año, siendo *C. vicina* más numerosa y presentando un mayor índice de amplitud de nicho estacional (Tabla 5.7). De esta manera, *C. vicina* presenta un patrón estacional en el que sus efectivos están presentes durante todos los meses, aunque su número fluctúa considerablemente a lo largo del año y es significativamente más abundante en otoño y primavera (Tabla 5.8), alcanzando dos picos claros de máxima abundancia en los meses de octubre y abril y dos claros mínimos en los meses de agosto y enero (Figura 5.11). Sin embargo, si se estudia la fenología de esta especie en cada uno de los tres pisos bioclimáticos, puede observarse cómo ese patrón estacional bimodal se sigue a grandes rasgos en los tres pisos, pero en el piso oromediterráneo el pico de abundancia de otoño se ha desplazado al mes de julio (Figura 5.12), siendo por tanto significativamente más abundante en verano (Tabla 5.8). De hecho, en verano *C. vicina* fue significativamente más abundante en el piso oromediterráneo ($\chi^2=18.01$; $P<0.01$), mientras que en otoño lo fue en el piso mesomediterráneo ($\chi^2=8.97$; $P<0.05$).

En invierno y primavera no se encontraron diferencias significativas entre las capturas de los tres pisos bioclimáticos.

TURNER (1991) resaltó la gran variedad de especies de dípteros sarcosaprófagos que están activos sólo durante los meses de verano, frente al amplio rango estacional de *C. vicina*, presente durante todo el año, incluso en los meses más fríos a elevadas latitudes (NUORTEVA *et al.*, 1967; DAVIES, 1999) siendo la especie más abundante durante gran parte de este periodo (HANSKI & KUUSELA, 1980). Su gran resistencia a las bajas temperaturas permite que los adultos se mantengan activos durante todo el invierno, haciendo innecesarias estrategias de hibernación y diapausa (BLOCK *et al.*, 1990) que sí practican otros califóridos (CRAGG & COLE, 1952). De hecho, uno de los principales motivos de la importancia de *C. vicina* como indicador forense es precisamente que, con frecuencia, es la única especie de Calliphoridae presente en los meses más fríos, no sólo en medios naturales, sino también en áreas urbanas (DAVIES & RATCLIFFE, 1994; DAVIES, 1999; FROST *et al.*, 2010). En la región mediterránea también se ha constatado la presencia de *C. vicina* asociada a periodos del año con bajas temperaturas (DOMÍNGUEZ MARTÍNEZ & GÓMEZ FERNÁNDEZ, 1957; TANTAWI *et al.*, 1996; MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 2000a; ARNALDOS *et al.*, 2001, 2004, 2005; CASTILLO MIRALBES, 2002; ROMERO PALANCO *et al.*, 2006; SABANOĞLU & SERT, 2010), con picos de máxima abundancia en otoño y primavera en bosques de encinas mediterráneos (MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 2000a), en concordancia con los resultados del presente estudio. Además, algunos autores han subrayado la presencia de *C. vicina* en localidades situadas a grandes alturas durante los meses de verano (DE JONG & CHADWICK, 1999; ADAIR, 2008). En este sentido, BAZ *et al.* (2007) encontraron en bosques del centro de la Península Ibérica una marcada preferencia de las especies *C. vicina* y *C. vomitoria* por las áreas situadas a mayor altura durante el verano, por lo que sugirieron que estas especies podrían realizar migraciones verticales a lo largo de las estaciones, ocupando las localidades más elevadas durante el verano y las localidades más bajas durante el otoño. Las fluctuaciones estacionales encontradas en los diferentes pisos bioclimáticos durante el presente estudio (Figura 5.12) así como las diferencias significativas entre pisos bioclimáticos en las diferentes estaciones apoyan esta hipótesis.

Por otro lado, la especie *C. vomitoria* presenta una distribución estacional claramente unimodal, con un único pico máximo de abundancia en el que se concentra la mayoría de los individuos,

correspondiente al mes de mayo (Figura 5.11), y que da lugar a un menor valor de amplitud de nicho estacional para esta especie (Tabla 5.7), significativamente más abundante en primavera (Tabla 5.8). Este patrón cambia al estudiar la fenología de la especie en cada uno de los tres pisos bioclimáticos (Figura 5.12, Tabla 5.8), de manera que el pico de máxima abundancia en mayo se mantiene en el piso supramediterráneo, mientras que se desplaza al mes de abril en el piso mesomediterráneo y al mes de julio en el piso oromediterráneo, en concordancia con la sugerencia de migraciones estacionales a lo largo de un gradiente altitudinal propuesta por BAZ *et al.* (2007), ya comentada en el párrafo anterior. Hay que destacar, además, que aunque *C. vomitoria* fue capturada en los tres pisos bioclimáticos a lo largo de todo el año, la especie fue significativamente más numerosa en los pisos supramediterráneo y oromediterráneo en verano ($\chi^2=13.09$; $P=0.001$) y en el piso supramediterráneo en primavera ($\chi^2=18.13$; $P<0.001$), sin haber encontrado diferencias significativas entre los tres pisos bioclimáticos en las estaciones más frías (otoño e invierno), lo que apoya nuevamente la hipótesis de las migraciones estacionales a lo largo de un gradiente altitudinal (BAZ *et al.*, 2007).

Al igual que ocurría con *C. vicina*, también existe una preferencia por las bajas temperaturas en el caso de *C. vomitoria* (DAVIES & LAURENCE, 1992), unida a una gran resistencia a las bajas temperaturas en todas las fases del ciclo de vida del insecto (BLOCK *et al.*, 1988, 1990). Así, en la región mediterránea también se ha comprobado la presencia de *C. vomitoria* en los meses más fríos (DOMÍNGUEZ MARTÍNEZ & GÓMEZ FERNÁNDEZ, 1957; MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 2000a; CASTILLO MIRALBES, 2002; ARNALDOS *et al.*, 2004; SABANOĞLU & SERT, 2010). Además, el pico de máxima abundancia en primavera observado en este estudio concuerda con los resultados de MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.* (2000a). El umbral de mínima temperatura necesario para el crecimiento larvario de *C. vomitoria* podría ser mayor que el de *C. vicina* (DAVIES & RATCLIFFE, 1994), lo que podría explicar que la máxima abundancia de *C. vomitoria* se encuentre sólo en primavera mientras que *C. vicina* presenta también otro pico de abundancia en otoño, cuando las temperaturas son más bajas (MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 2000a).

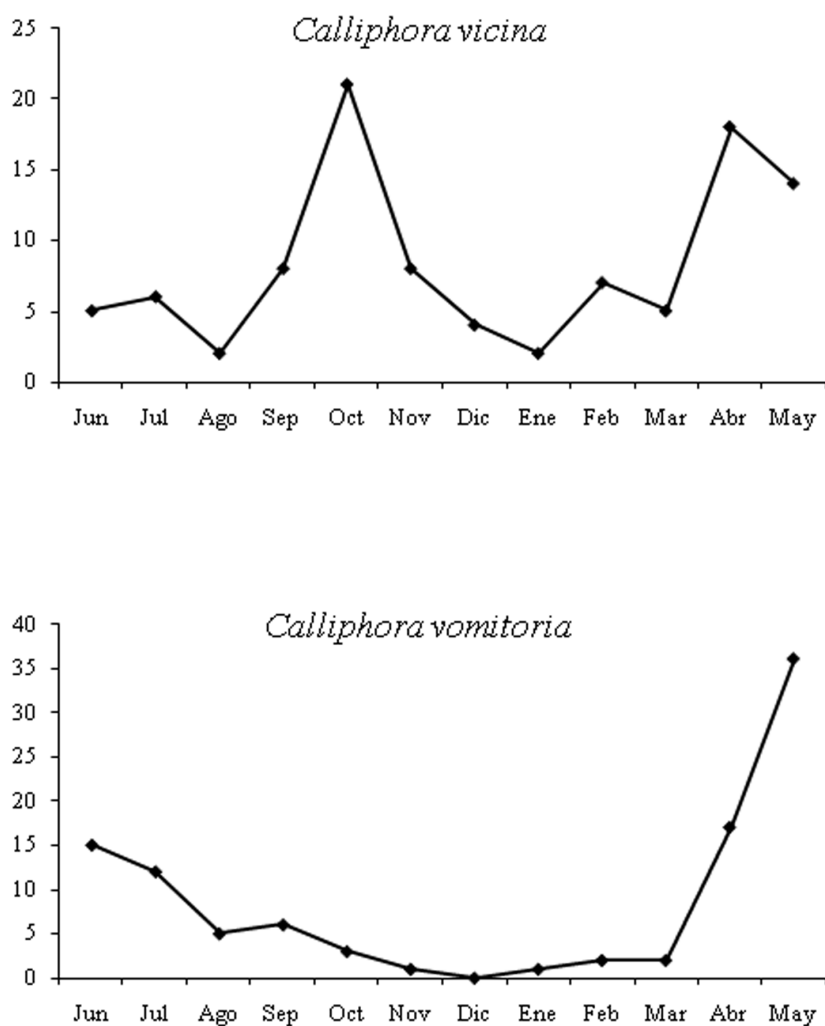


Figura 5.11. Fenología de las especies más abundantes de Calliphoridae (aquellas de las que se capturaron más de 100 ejemplares), representada como porcentaje de individuos presente en cada uno de los meses de estudio.

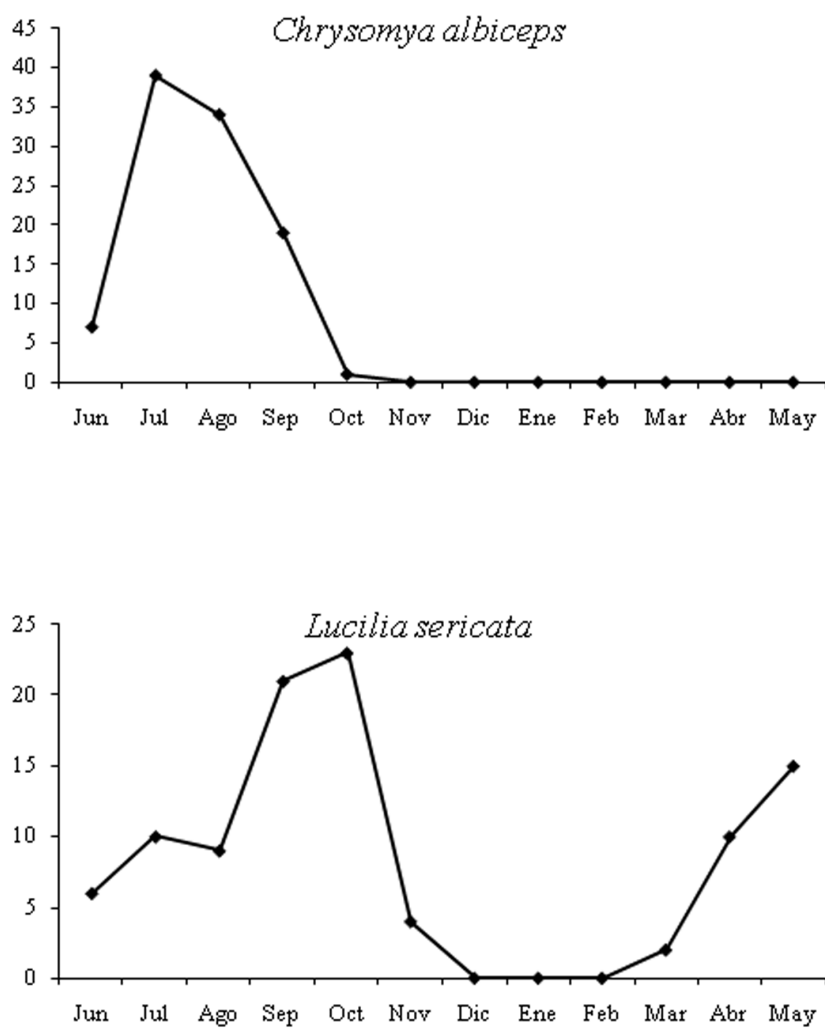


Figura 5.11. (Continuación) Fenología de las especies más abundantes de Caliphoridae (aquellas de las que se capturaron más de 100 ejemplares), representada como porcentaje de individuos presente en cada uno de los meses de estudio.

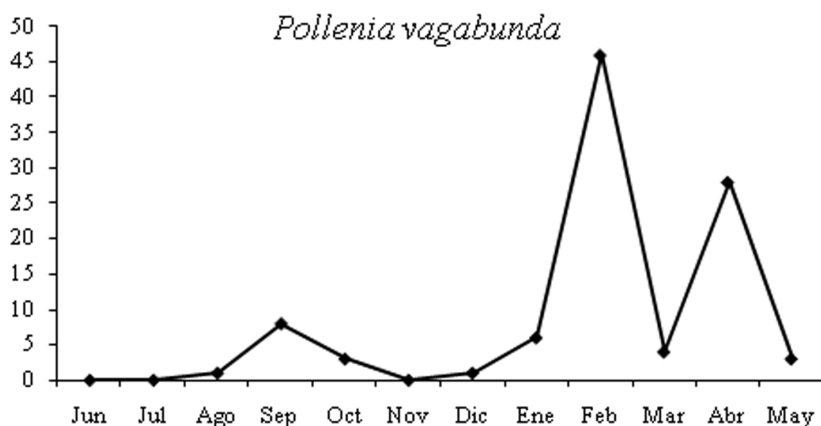


Figura 5.11. (Continuación) Fenología de las especies más abundantes de Caliphoridae (aquellas de las que se capturaron más de 100 ejemplares), representada como porcentaje de individuos presente en cada uno de los meses de estudio.

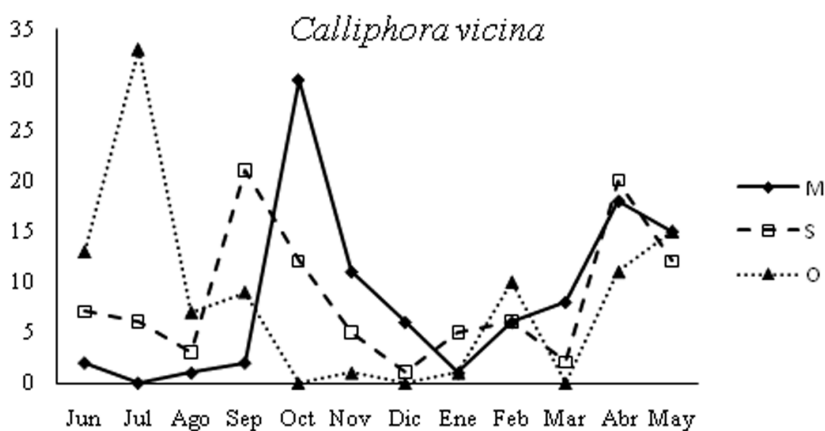


Figura 5.12. Fenología de las especies más abundantes de Calliphoridae (aquellas de las que se capturaron más de 100 ejemplares), representada como porcentaje de individuos presente en cada uno de los meses de estudio, en cada uno de los tres pisos bioclimáticos estudiados. M: mesomediterráneo; S: supramediterráneo; O: oromediterráneo.

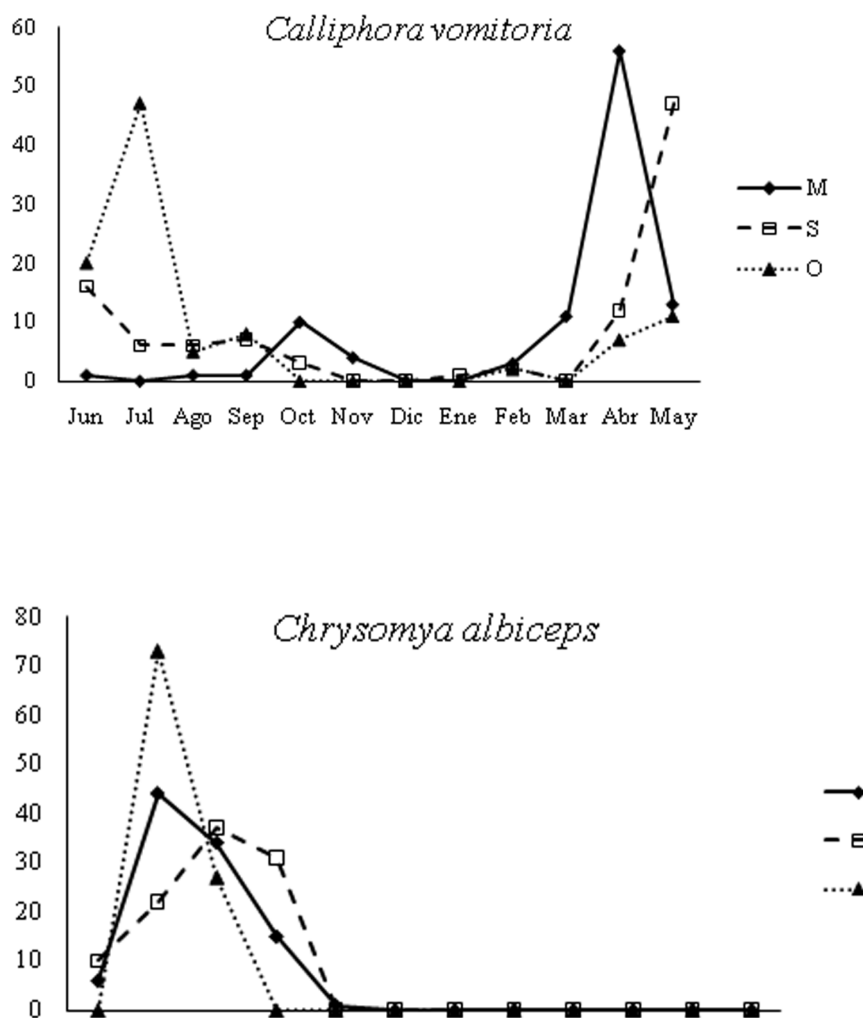


Figura 5.12. (Continuación) Fenología de las especies más abundantes de *Calliphoridae* (aquellas de las que se capturaron más de 100 ejemplares), representada como porcentaje de individuos presente en cada uno de los meses de estudio, en cada uno de los tres pisos bioclimáticos estudiados. M: mesomediterráneo; S: supramediterráneo; O: oromediterráneo.

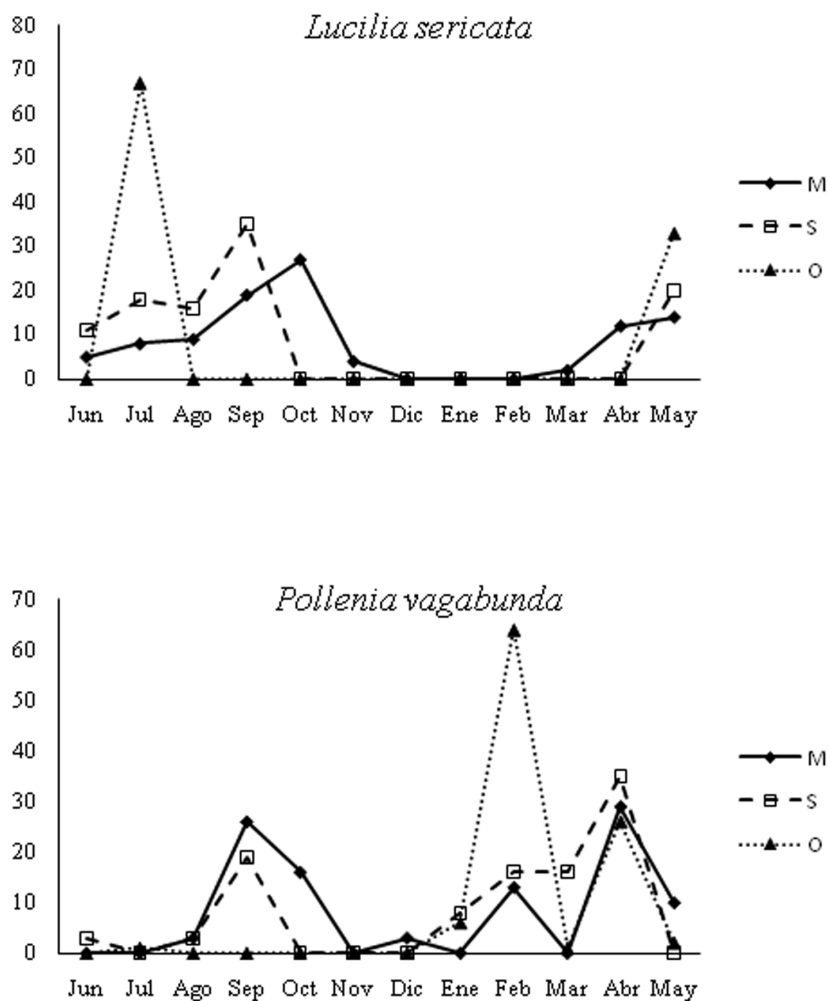


Figura 5.12. (Continuación) Fenología de las especies más abundantes de Caliphoridae (aquellas de las que se capturaron más de 100 ejemplares), representada como porcentaje de individuos presente en cada uno de los meses de estudio, en cada uno de los tres pisos bioclimáticos estudiados. M: mesomediterráneo; S: supramediterráneo; O: oromediterráneo.

A diferencia de *C. vicina* y *C. vomitoria*, el resto de las especies de Calliphoridae más representativas no estuvieron presentes en las capturas durante todo el año (Figura 5.11). De estas especies, es *C. albiceps* la que parece presentar una fenología más marcada, con un clarísimo pico de máxima abundancia en los meses de verano seguido de un rápido descenso en otoño, y estando ausente en las capturas de invierno y prácticamente también en primavera (Figura 5.11, Tabla 5.8). Dado que esta especie fue la más abundante de todos los Calliphoridae en el presente estudio, y por tanto una de las especies más abundantes de dípteros sarcosaprófagos (ver capítulo 3, apartado 3.1.1), esto da una idea de la importancia de *C. albiceps* en las comunidades de insectos sarcosaprófagos en los meses de verano. Además, si se estudia la fenología de la especie en cada uno de los tres pisos bioclimáticos estudiados (Figura 5.12, Tabla 5.8), se observa cómo en el piso mesomediterráneo la mayoría de los individuos se concentran en los meses de julio y agosto, mientras que en el piso supramediterráneo lo hacen en los meses de agosto y septiembre y en el piso oromediterráneo lo hacen casi exclusivamente en el mes julio. Así, en verano las capturas fueron significativamente más abundantes en el piso mesomediterráneo ($\chi^2=83.79$; $P<0.001$), mientras que en otoño lo fueron en los pisos mesomediterráneo y supramediterráneo ($\chi^2=18.62$; $P<0.001$). Esta preferencia por las localidades situadas a menor altura está relacionada con la acusada termofilia de la especie (BAZ *et al.*, 2007), siempre más abundante en verano, coincidiendo con las temperaturas más cálidas del año (GRASSBERGER *et al.*, 2003). En la región mediterránea, la presencia de *C. albiceps* asociada a las altas temperaturas del verano y parte del otoño ha sido comprobada en varios trabajos (TANTAWI *et al.*, 1996; MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 2000a; ARNALDOS *et al.*, 2001, 2004; CASTILLO MIRALBES, 2002; SABANOĞLU & SERT, 2010), aunque parece que en las localidades del sur de la Península Ibérica, donde el clima es más cálido, podría ser más abundante durante el otoño (DOMÍNGUEZ MARTÍNEZ & GÓMEZ FERNÁNDEZ, 1957; ARNALDOS *et al.*, 2005). Esta marcada estacionalidad convierte a *C. albiceps* en una especie de gran utilidad en las investigaciones forenses en esta región biogeográfica (INTRONA *et al.*, 1998). Además, los registros de los últimos años indican que *C. albiceps* se está expandiendo gradualmente en Europa hacia las zonas más frías del norte del continente (GRASSBERGER *et al.*, 2003), algo que podría estar relacionado con los fenómenos de cambio climático y calentamiento global, que parecen haber favorecido en los últimos años la dispersión de varias especies de insectos necrófagos en las

zonas templadas del hemisferio norte (TURCHETTO & VANIN, 2004, 2010).

Por su parte, la especie *L. sericata* presenta un patrón de variación estacional similar al de la especie *C. vicina*, con dos picos de máxima abundancia en las estaciones de otoño (correspondiente al mes de octubre) y primavera (correspondiente al mes de mayo) (Figura 5.11), aunque en este caso no se encontraron diferencias significativas entre las estaciones (Tabla 5.8). Además, al estudiar la fenología de la especie en cada uno de los tres pisos bioclimáticos (Figura 5.12), el patrón es de nuevo similar al observado en la especie *C. vicina*, de modo que en los tres pisos se mantiene a grandes rasgos la distribución estacional bimodal, pero en el piso oromediterráneo el pico de máxima abundancia alcanzado en otoño se encuentra desplazado al mes de julio, sin que se observen tampoco en este caso diferencias significativas entre estaciones (Tabla 5.8). A diferencia de *C. vicina*, *L. sericata* estuvo completamente ausente en las capturas realizadas en invierno (Figura 5.11, Tabla 5.8). En otoño las capturas fueron significativamente más abundantes en los pisos mesomediterráneo y supramediterráneo ($\chi^2=7.86$; $P<0.05$). En verano y primavera las capturas fueron más abundantes en el piso mesomediterráneo (Tabla 5.8), aunque estas diferencias no resultaron significativas. De cualquier modo, como ocurría en el caso de *C. albiceps*, esta mayor abundancia en las localidades situadas a menor altura está relacionada con la preferencia de *L. sericata* por las temperaturas cálidas (BAZ *et al.*, 2007). De hecho, ambas especies (*C. albiceps* y *L. sericata*) coexisten en determinados periodos del año, aunque MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.* (2000a) sugieren que *C. albiceps* podría ser más abundante bajo condiciones climáticas más cálidas y secas, lo que podría explicar la mayor abundancia de *L. sericata* en las localidades del piso mesomediterráneo durante la primavera y el otoño frente a la mayor abundancia de *C. albiceps* en esas mismas localidades durante el verano. Otros estudios realizados en la región mediterránea también destacan la mayor abundancia de *L. sericata* en primavera (ARNALDOS *et al.*, 2001, 2004, 2005; CASTILLO MIRALBES, 2002) o en otoño y primavera (DOMÍNGUEZ MARTÍNEZ & GÓMEZ FERNÁNDEZ, 1957; TANTAWI *et al.*, 1996; SABANOĞLU & SERT, 2010). Durante el invierno, los adultos de *L. sericata* mueren debido a las bajas temperaturas, y las larvas entran en diapausa hasta la primavera (CRAGG & COLE, 1952; HWANG & TURNER, 2005). Por otro lado, los diferentes patrones de actividad estacional de *C. albiceps* y *L.*

sericata (Figuras 5.11 y 5.12) quizá puedan ser explicados más satisfactoriamente en términos de competencia interespecífica. En este sentido, la mayor abundancia de *L. sericata* en primavera y otoño podría responder a una estrategia para evitar la competencia directa con *C. albiceps* (TANTAWI *et al.*, 1996), cuyas larvas no sólo se alimentan de la carroña sino que también depredan sobre las larvas de *L. sericata*, sobre las que producen elevados índices de mortalidad (GRASSBERGER *et al.*, 2003). *Lucilia sericata* parece mostrar una gran capacidad de adaptación a diferentes condiciones ecológicas, lo que podría permitirle modificar su patrón estacional (MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 2000a) y distribuirse indistintamente a lo largo de casi todo el año en diferentes pisos bioclimáticos (Tabla 5.8). Otro ejemplo de su capacidad de adaptación se encuentra en su comportamiento: en las regiones del norte de Europa esta especie actúa frecuentemente como ectoparásito del ganado ovino, produciendo miasis, mientras que en el sur de Europa dicho comportamiento es raro y la especie presenta mayoritariamente hábitos necrófagos (MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 2007). La competencia directa con el sarcófago *Wohlfahrtia magnifica*, que en el sur de Europa es el principal agente productor de miasis en el ganado puede ser el motivo de los diferentes comportamientos de *L. sericata* dependiendo de la región geográfica. Es más, se ha sugerido que la competencia con *W. magnifica* por el ganado y la competencia y depredación por parte de *C. albiceps* podrían ser las razones por las que *L. sericata* es menos abundante que otras especies de Calliphoridae en el sur de Europa (MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 2000a, 2007).

Por último, la especie de Calliphoridae con el patrón de variación estacional más llamativo es *P. vagabunda*. Esta especie presenta dos picos claros de máxima abundancia, uno en el mes de abril, y otro, en el que se concentra casi la mitad de los individuos capturados, en el mes de febrero (Figura 5.11), siendo por tanto significativamente más abundante en invierno (Tabla 5.8). Este patrón resulta aún más interesante al estudiar la fenología de la especie en cada uno de los tres pisos bioclimáticos (Figura 5.12, Tabla 5.8), ya que se observa que dicho patrón corresponde en realidad a las capturas realizadas en el piso oromediterráneo, mientras en los pisos mesomediterráneo y supramediterráneo las capturas de la especie se distribuyen más o menos de forma regular a lo largo del año. De hecho, al comparar el número de capturas entre pisos en cada estación, sólo se encontraron diferencias significativas en invierno, cuando *P. vagabunda*

fue claramente más abundante en el piso oromediterráneo ($\chi^2=16.87$; $P<0.001$).

Anteriormente (ver capítulo 3, apartado 3.1.1) ya se había comentado que habitualmente las especies del género *Pollenia* son consideradas parásitas de oligoquetos terrestres, aunque en realidad la biología de muchas especies es aún desconocida y son frecuentemente atraídas por la carroña (BAZ *et al.*, 2007). En el caso de *P. vagabunda* apenas existe información sobre su biología, habiendo sido capturada utilizando como cebos pescado (ROGNES, 1991a), heces e hígado (MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 1998) y calamar (BAZ *et al.*, 2007). Los adultos de esta especie están activos todo el año, aunque alcanzan sus máximos de abundancia en abril y durante el otoño, aparentemente pasando el invierno en interiores (ROGNES, 1991a). Este patrón coincide con el observado en los pisos mesomediterráneo y supramediterráneo, pero no así con el del piso oromediterráneo, donde se observa un pico máximo de abundancia en el mes de febrero, en el que se capturaron casi la mitad de todos los individuos de *P. vagabunda* del presente estudio (Figura 5.14). Una posible explicación a este pico de abundancia podría estar relacionada con el propio comportamiento de los adultos de *P. vagabunda*, que frecuentemente se apiñan en grietas y esquinas del interior de los edificios para pasar el invierno (ROGNES, 1992b). En este sentido, cabe la posibilidad de que los adultos capturados en invierno en las trampas cebadas hubieran entrado en estas buscando una oquedad en la que hibernar, antes que atraídos por la carroña.

5.3.2 – Familia Muscidae

La fenología de las especies de Muscidae más abundantes en las capturas se muestra en la figura 5.13. Únicamente *M. levida* fue capturada los doce meses del año, aunque esta especie presenta un bajo valor de amplitud estacional (Tabla 5.7), lo que indica que la mayoría de los individuos se concentran en una época determinada del año, concretamente el verano (Tabla 5.8), con un pico de máxima abundancia en el mes de julio (Figura 5.13). Estudiando la fenología de la especie en los tres pisos bioclimáticos estudiados, se observa cómo en todos ellos la mayoría de los ejemplares fueron capturados en verano (Tabla 5.8), aunque en los pisos mesomediterráneo y supramediterráneo el número de capturas estuvo más repartido a lo largo de toda la

estación, mientras que en el piso oromediterráneo los ejemplares se concentraron mayoritariamente en el mes de julio (Figura 5.14). De cualquier modo, el número de ejemplares capturados fue significativamente mayor en el piso supramediterráneo en verano ($\chi^2=211.41$; $P<0.001$), otoño ($\chi^2=7.57$; $P<0.05$) y primavera ($\chi^2=7.56$; $P<0.05$).

El patrón fenológico general observado en la especie *M. levida* se repite en las otras dos especies del género *Muscina* capturadas, *M. prolapsa* y *M. stabulans*, así como en la especie *H. ignava* (Figura 5.13). En todas ellas, la mayor parte de los ejemplares fueron capturados en verano (Tabla 5.8), con un claro pico de máxima abundancia en el mes de julio (Figura 5.13). Después de ese mes, el número de capturas desciende bruscamente, con un pequeño repunte en otoño (en el caso de *M. prolapsa* y *M. stabulans*), y en primavera, en el caso de las tres especies (*M. prolapsa*, *M. stabulans* y *H. ignava*), un patrón observado también en el caso de *M. levida* (Figura 5.13). Este patrón se observa también al estudiar por separado los pisos mesomediterráneo y supramediterráneo, mientras que en el piso oromediterráneo prácticamente no hubo capturas fuera del verano para ninguna de estas especies (Figura 5.14). Estos resultados contrastan enormemente con los de TANTAWI *et al.* (1996), que capturaron ejemplares de *M. prolapsa* y *M. stabulans* mayoritariamente en invierno, y de *H. ignava* en otoño e invierno. ARNALDOS *et al.* (2001, 2004, 2005) y CASTILLO MIRALBES (2002) capturaron ejemplares de *M. stabulans* en todas las estaciones, mientras que *M. prolapsa* (denominada *M. assimilis* en ARNALDOS *et al.*, 2001, 2004) estuvo presente en primavera e invierno (ARNALDOS *et al.*, 2001, 2004, CASTILLO MIRALBES, 2002) y *H. ignava* lo estuvo en otoño, primavera e invierno (CASTILLO MIRALBES, 2002). Por otro lado, ROMERO *et al.* (1992) y MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.* (2000a) encontraron que en encinares mediterráneos el pico de máxima actividad de *M. levida*, *M. prolapsa* y *H. ignava* se da en verano y principios del otoño, resultados que coinciden con el del presente estudio. Respecto a *M. stabulans*, ROMERO *et al.* (1992) observaron diferentes fluctuaciones estacionales en dos años distintos de muestreo, por lo que no pueden ofrecerse conclusiones claras sobre su fenología.

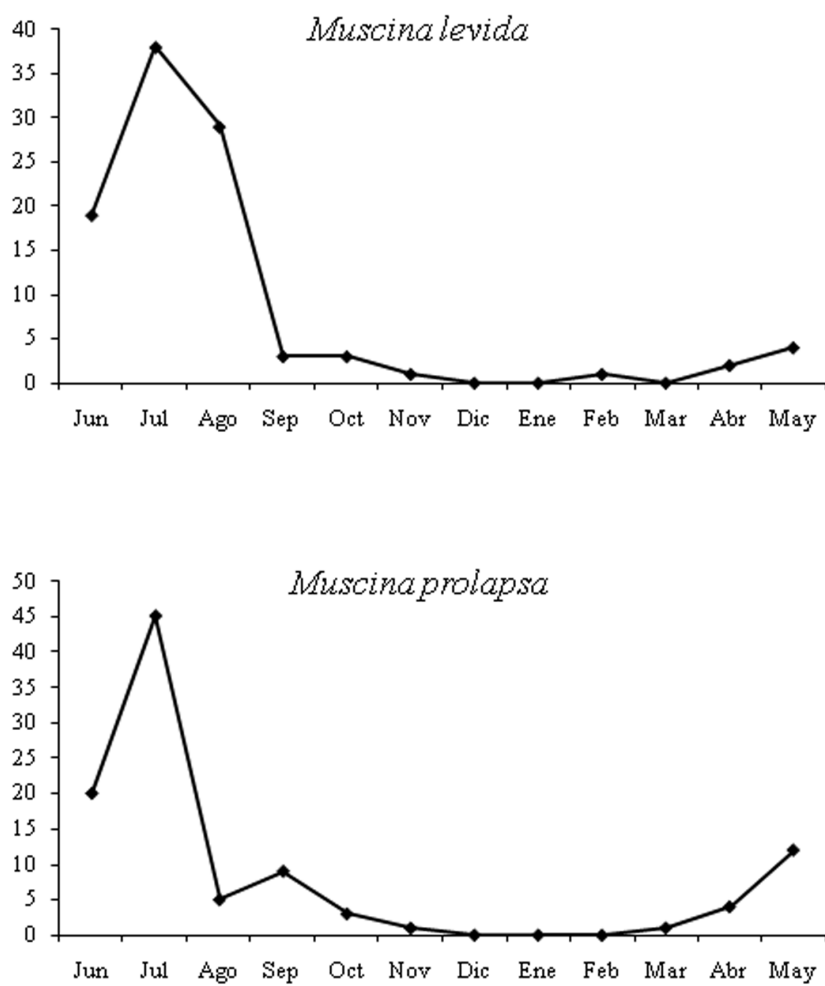


Figura 5.13. Fenología de las especies más abundantes de Muscidae (aquellas de las que se capturaron más de 100 ejemplares), representada como porcentaje de individuos presente en cada uno de los meses de estudio.

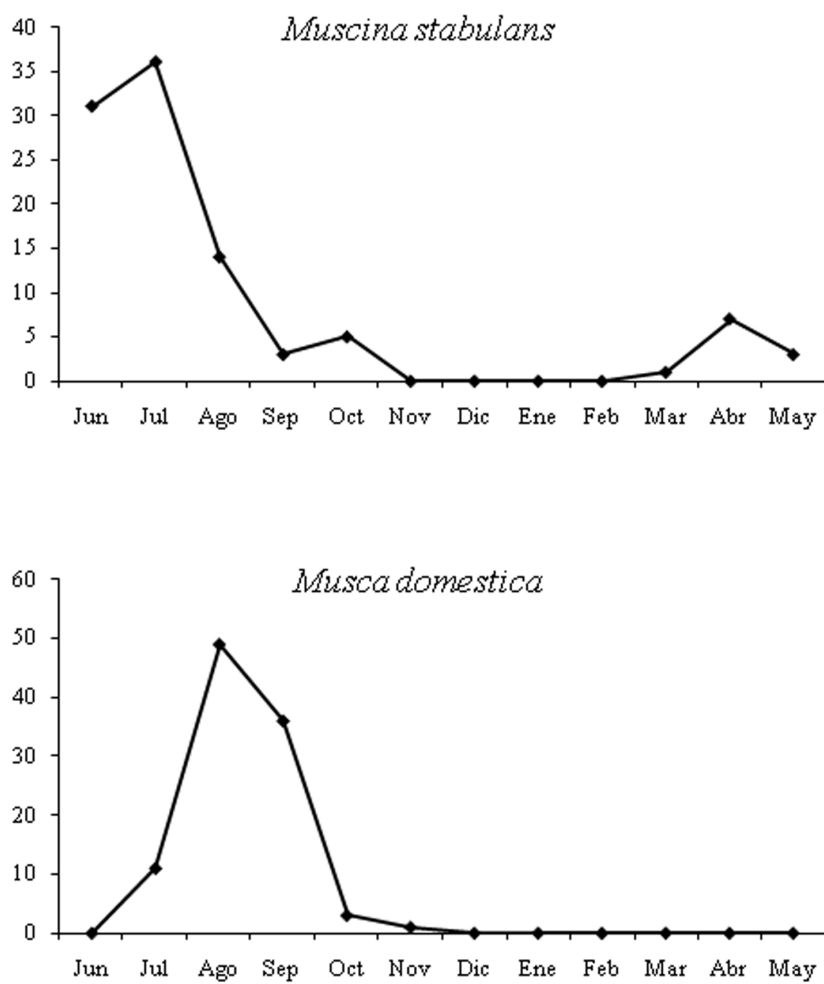


Figura 5.13. (Continuación) Fenología de las especies más abundantes de Muscidae (aquellas de las que se capturaron más de 100 ejemplares), representada como porcentaje de individuos presente en cada uno de los meses de estudio.

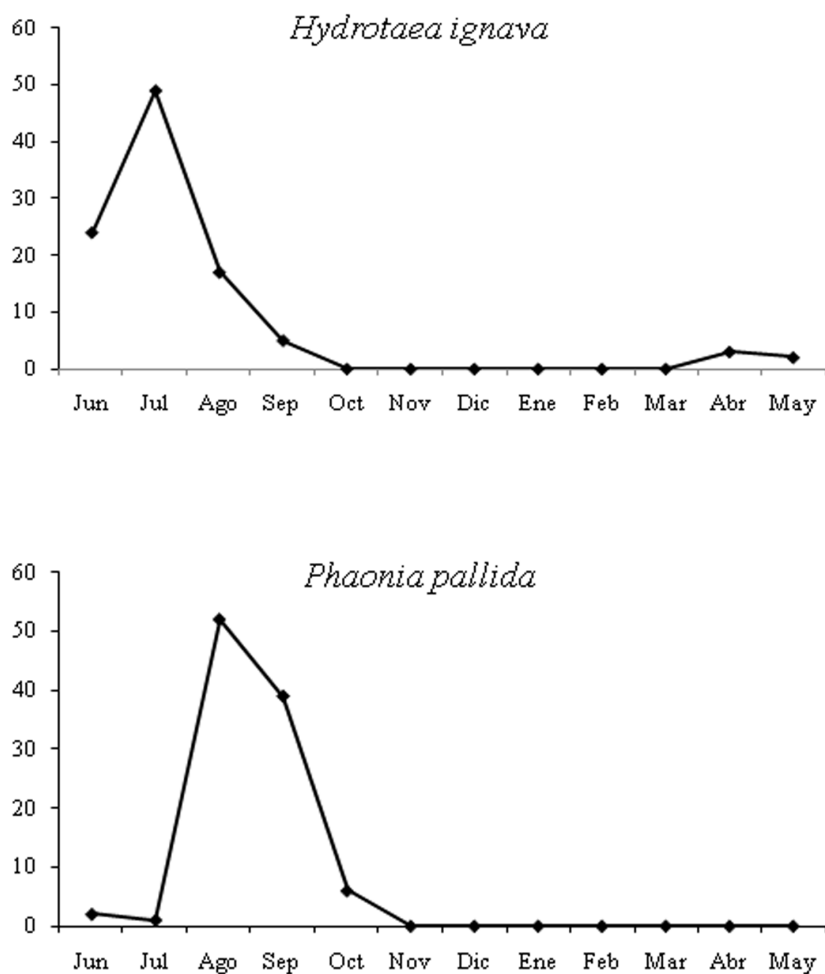


Figura 5.13. (Continuación) Fenología de las especies más abundantes de Muscidae (aquellas de las que se capturaron más de 100 ejemplares), representada como porcentaje de individuos presente en cada uno de los meses de estudio.

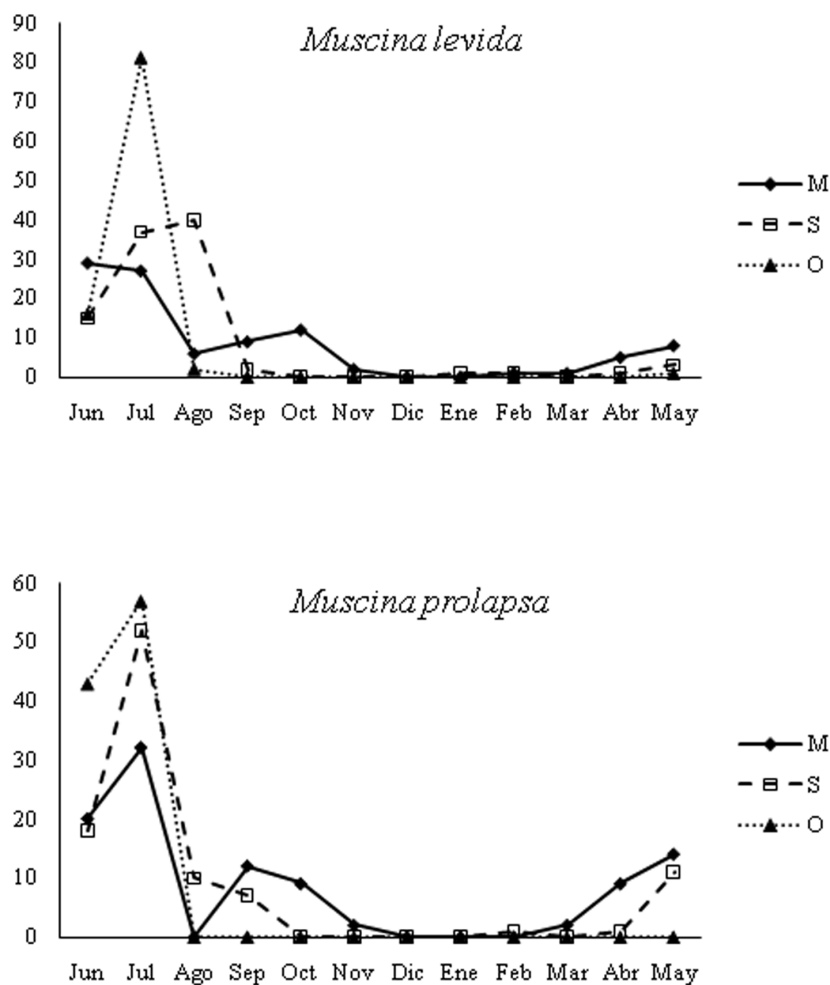


Figura 5.14. Fenología de las especies más abundantes de Muscidae (aquellas de las que se capturaron más de 100 ejemplares), representada como porcentaje de individuos presente en cada uno de los meses de estudio, en cada uno de los tres pisos bioclimáticos estudiados. M: mesomediterráneo; S: supramediterráneo; O: oromediterráneo.

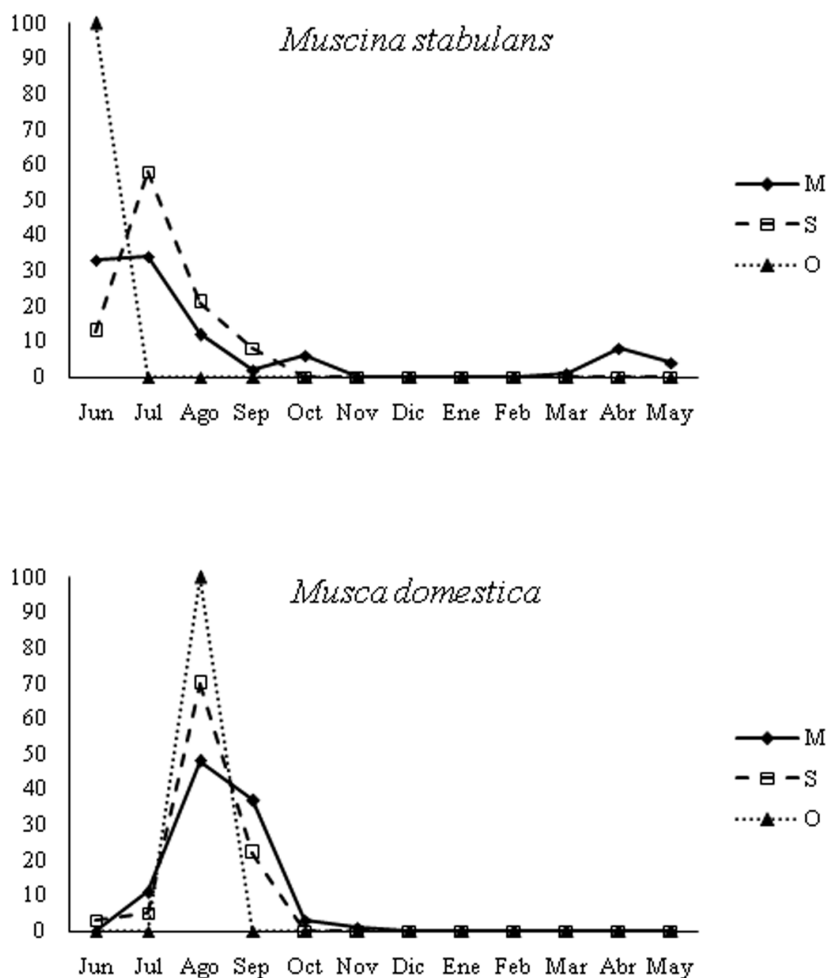


Figura 5.14. (Continuación) Fenología de las especies más abundantes de Muscidae (aquellas de las que se capturaron más de 100 ejemplares), representada como porcentaje de individuos presente en cada uno de los meses de estudio, en cada uno de los tres pisos bioclimáticos estudiados. M: mesomediterráneo; S: supramediterráneo; O: oromediterráneo.

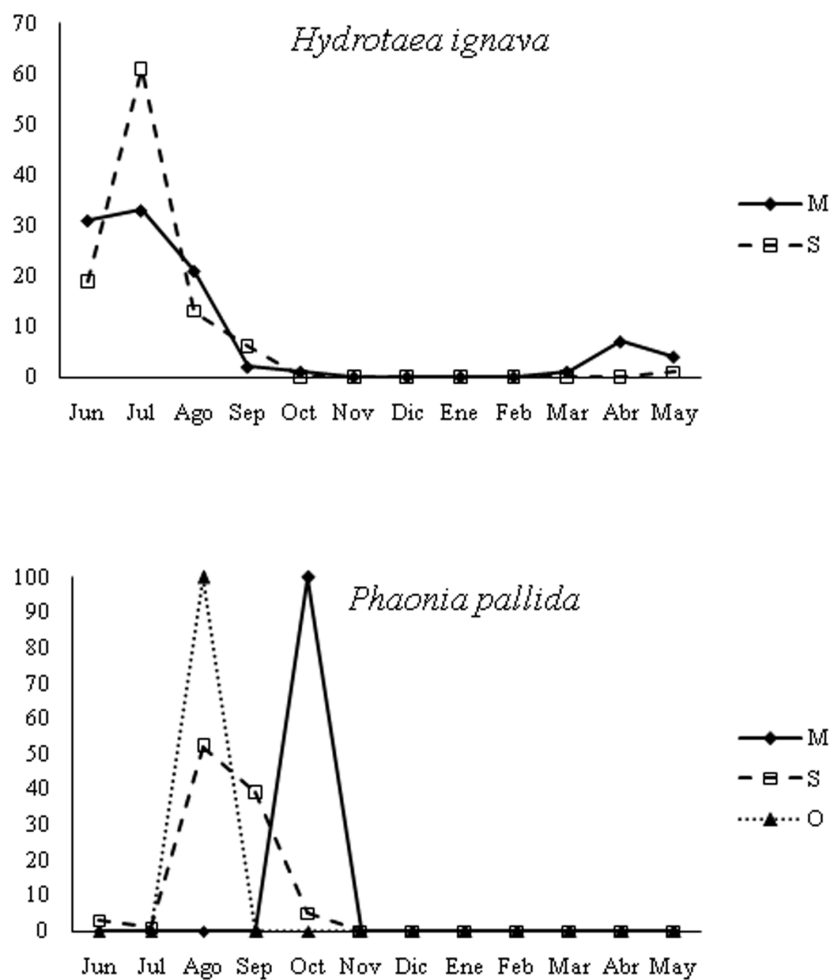


Figura 5.14. (Continuación) Fenología de las especies más abundantes de Muscidae (aquellas de las que se capturaron más de 100 ejemplares), representada como porcentaje de individuos presente en cada uno de los meses de estudio, en cada uno de los tres pisos bioclimáticos estudiados. M: mesomediterráneo; S: supramediterráneo; O: oromediterráneo.

Por su parte, las especies *M. domestica* y *P. pallida* presentan un patrón estacional prácticamente idéntico (Figura 5.13), que consiste en un pico de máxima abundancia en los meses de agosto y septiembre que desciende bruscamente en octubre, sin que haya capturas en invierno y primavera. Estudiando por separado las capturas en cada uno de los pisos bioclimáticos se observa que *M. domestica* presenta el mismo patrón en los pisos mesomediterráneo y supra-mediterráneo, mientras que en el piso oromediterráneo se capturó únicamente un ejemplar en verano (Figura 5.14, Tabla 5.8). De cualquier modo, las capturas fueron significativamente más abundantes en el piso mesomediterráneo en verano ($\chi^2=18.96$; $P<0.001$) y otoño ($\chi^2=15.25$; $P<0.001$), las dos estaciones en las que *M. domestica* estuvo presente.

En la región mediterránea, ROMERO PALANCO *et al.* (2006) observaron ejemplares de *M. domestica* sobre carroña durante todas las estaciones del año, mientras que TANTAWI *et al.* (1996) y ARNALDOS *et al.* (2001, 2004, 2005) la capturaron en primavera, verano y otoño, pero no en invierno. En concordancia con los resultados de este estudio, *M. domestica* es mucho más abundante en verano y algo menos en otoño (ARNALDOS *et al.*, 2005), pudiendo llegar a ser la especie de díptero dominante en la comunidad sarcosaprófaga durante el verano (ARNALDOS *et al.*, 2001).

En cuanto a la especie *Phaonia pallida*, el patrón estacional observado (Figura 5.13) corresponde en realidad al patrón presentado por la especie en el piso supramediterráneo, puesto que las capturas fueron mínimas en los pisos mesomediterráneo y oromediterráneo, donde se concentraron en los meses de octubre y agosto, respectivamente (Figura 5.14, Tabla 5.8). A pesar de ser una especie que puede capturarse en densidades elevadas en trampas cebadas con carroña (HWANG & TURNER, 2005), apenas existen citas de *Phaonia pallida* en este tipo de estudios, por lo que no se han encontrado datos publicados sobre su fenología. No obstante, su elevada densidad únicamente en el piso supramediterráneo convierte a esta especie en una potencial representante de las comunidades de insectos sarcosaprófagos de los ecosistemas localizados en dicho piso bioclimático.

5.3.3 – Familia Heleomyzidae

La figura 5.15 muestra el patrón fenológico de las especies de Heleomyzidae más abundantes en este estudio, obtenido a partir de los datos de captura. A primera vista, llama la atención cómo en todas las especies, con excepción de *S. tuberiperda*, los picos máximos de abundancia se alcanzan en otoño e invierno, coincidiendo con los periodos más fríos del año y con mínimos en los periodos más cálidos, algo que contradice el patrón general observado en la mayoría de las especies de las familias Calliphoridae (Figura 5.11) y Muscidae (Figura 5.13). Así, la especie *N. ruficeps* presenta un claro pico de abundancia en el mes de octubre, cuando fueron capturados casi el 80% de los individuos, mientras que las especies *H. captiosa*, *S. bistrigata* y *S. nemorum* presentan un pico en otoño y otro en invierno (Figura 5.15), aunque para la última especie no se encontraron diferencias significativas entre sus fluctuaciones estacionales (Tabla 5.8). Por otro lado, la mayoría de los ejemplares de *S. tuberiperda* fueron capturados en el mes de mayo (Figura 5.15), aunque en este caso tampoco se encontraron diferencias significativas (Tabla 5.8).

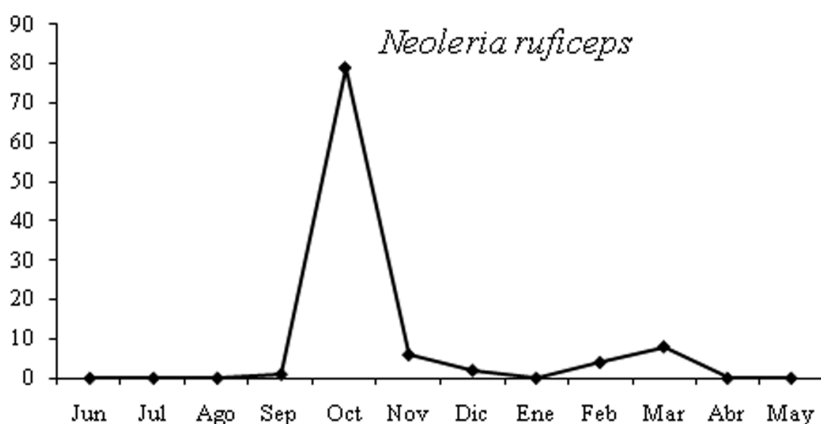


Figura 5.15. Fenología de las especies más abundantes de Heleomyzidae (aquellas de las que se capturaron más de 100 ejemplares), representada como porcentaje de individuos presente en cada uno de los meses de estudio.

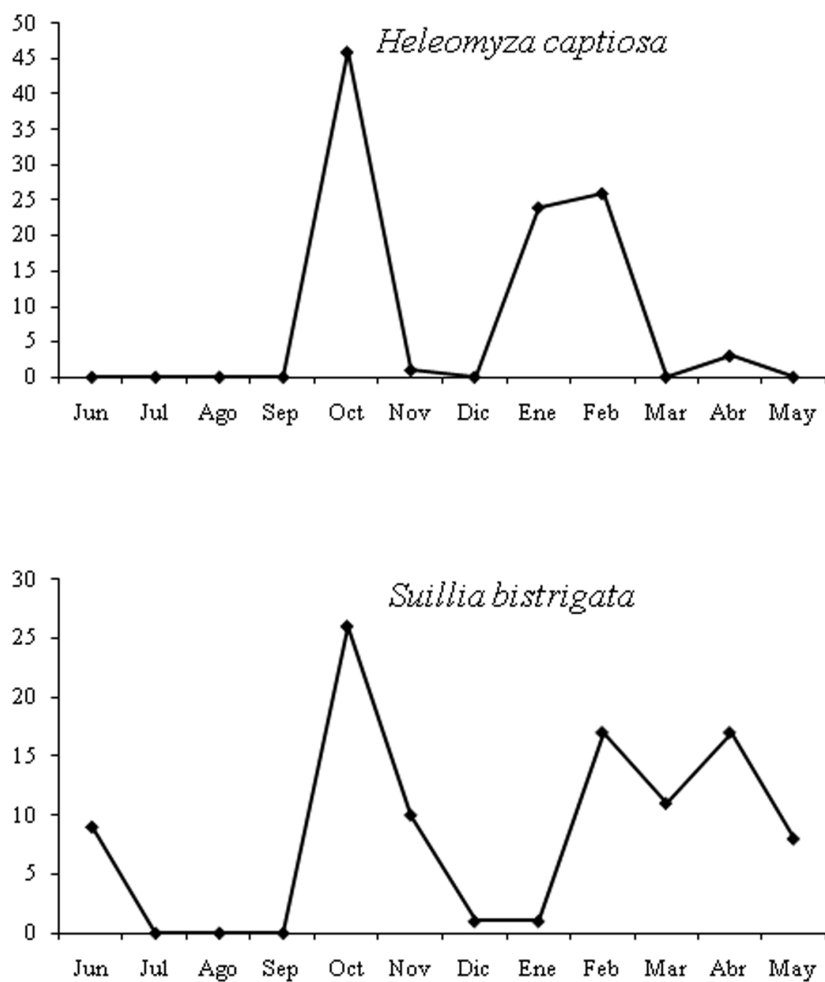


Figura 5.15. (Continuación) Fenología de las especies más abundantes de Heleomyzidae (aquellas de las que se capturaron más de 100 ejemplares), representada como porcentaje de individuos presente en cada uno de los meses de estudio.

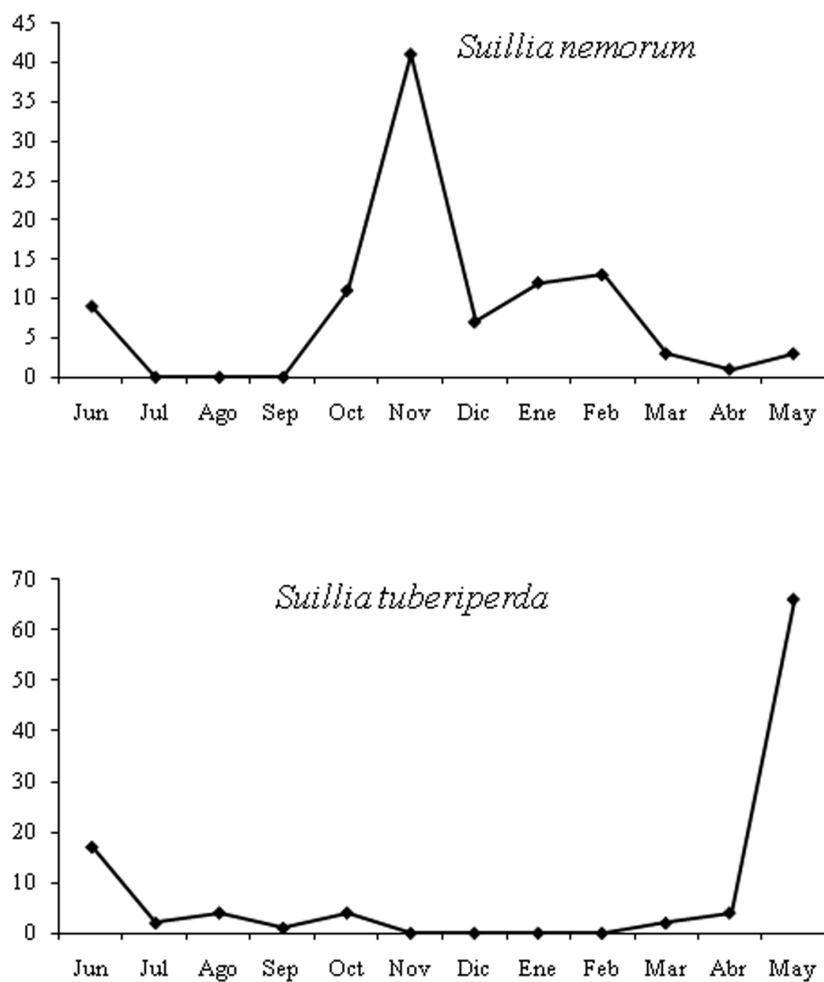


Figura 5.15. (Continuación) Fenología de las especies más abundantes de Heleomyzidae (aquellas de las que se capturaron más de 100 ejemplares), representada como porcentaje de individuos presente en cada uno de los meses de estudio.

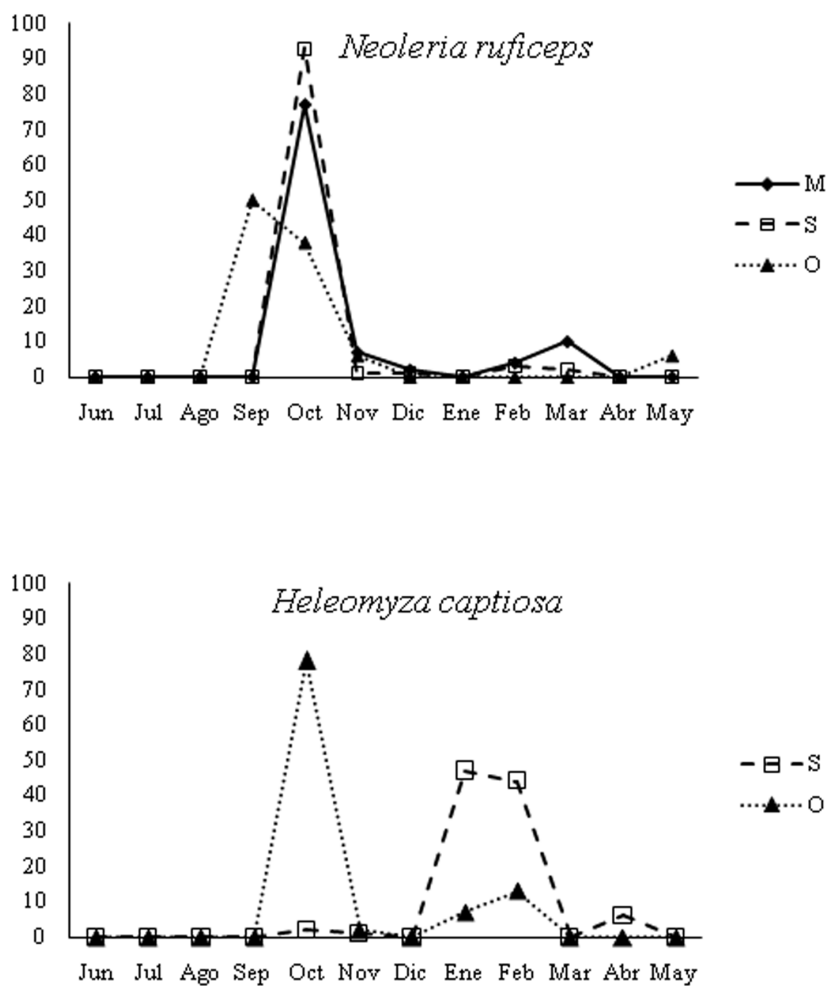


Figura 5.16. Fenología de las especies más abundantes de Heleomyzidae (aquellas de las que se capturaron más de 100 ejemplares), representada como porcentaje de individuos presente en cada uno de los meses de estudio, en cada uno de los tres pisos bioclimáticos estudiados. M: mesomediterráneo; S: supramediterráneo; O: oromediterráneo.

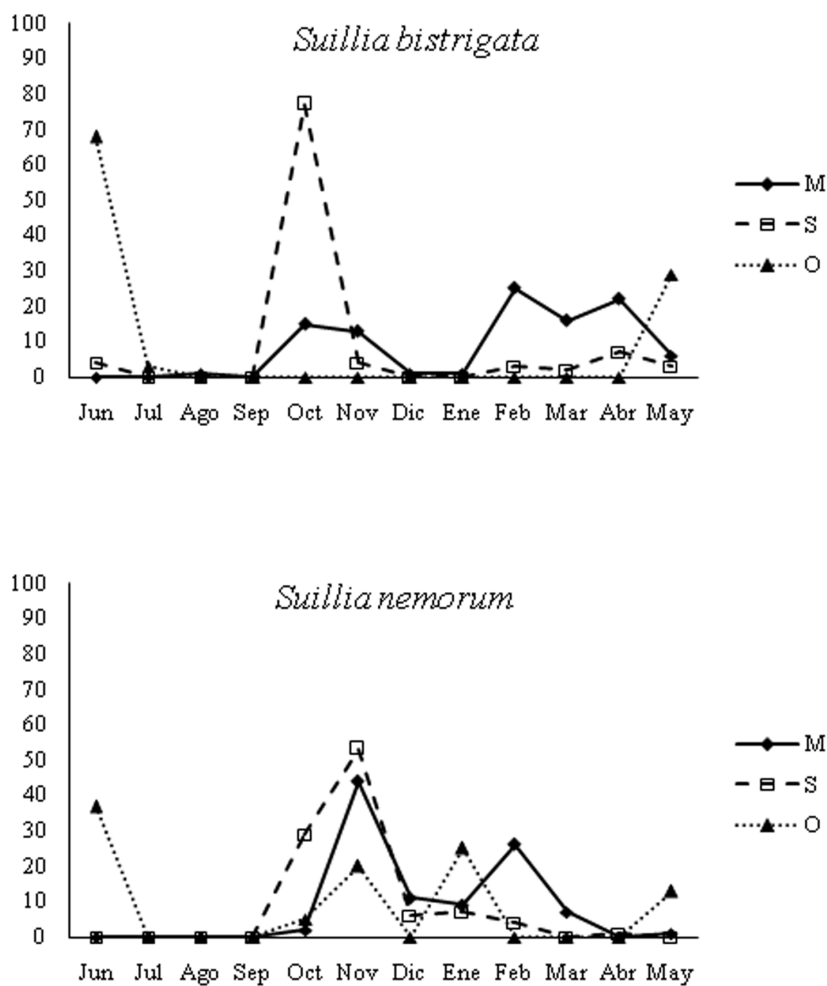


Figura 5.16. (Continuación) Fenología de las especies más abundantes de Heleomyzidae (aquellas de las que se capturaron más de 100 ejemplares), representada como porcentaje de individuos presente en cada uno de los meses de estudio, en cada uno de los tres pisos bioclimáticos estudiados. M: mesomediterráneo; S: supramediterráneo; O: oromediterráneo.

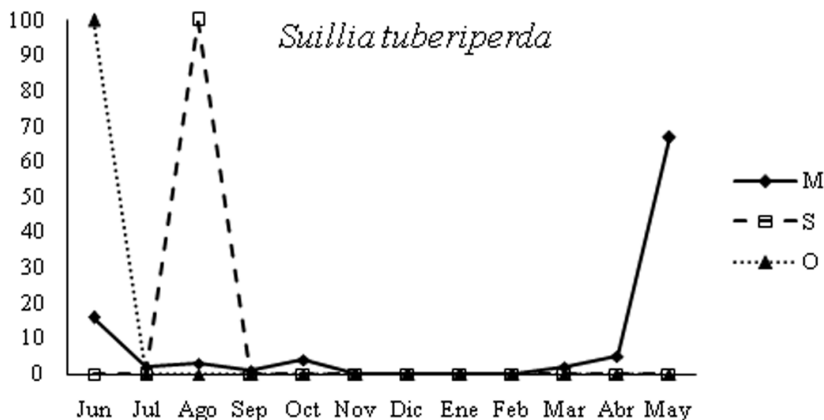


Figura 5.16. (Continuación) Fenología de las especies más abundantes de Heleomyzidae (aquellas de las que se capturaron más de 100 ejemplares), representada como porcentaje de individuos presente en cada uno de los meses de estudio, en cada uno de los tres pisos bioclimáticos estudiados. M: mesomediterráneo; S: supramediterráneo; O: oromediterráneo.

Al estudiar estas variaciones estacionales en los tres pisos bioclimáticos considerados por separado, se observan algunas pautas interesantes (Figura 5.16). *Neoleria ruficeps* mantiene el mismo patrón en los tres pisos bioclimáticos, aunque en el piso oromediterráneo las capturas se repartieron entre los meses de septiembre y octubre en lugar de concentrarse en este último mes, seguramente debido a las bajas temperaturas en comparación con localidades situadas a menor altura. *Suillia nemorum* también mantiene a grandes rasgos el mismo patrón estacional en los tres pisos bioclimáticos (Figura 5.16), mientras que el patrón general observado para *S. tuberiperda* (Figura 5.15) corresponde en realidad al observado en el piso mesomediterráneo (Figura 5.16), puesto que las capturas de la especie en los pisos supramediterráneo y oromediterráneo fueron insignificantes (Tabla 5.8). Por el contrario, *H. captiosa* y *S. bistrigata* presentan patrones muy diferentes en los distintos pisos bioclimáticos (Figura 5.16). *Heleomyza captiosa* parecía presentar dos picos de máxima abundancia a lo largo del año, uno en otoño y otro en invierno (Figura 5.15), estando totalmente ausente en las capturas durante el verano (Tabla 5.8). Sin embargo, ese patrón lo presentan en realidad los ejemplares capturados en el piso oromediterráneo, donde el pico alcanzado en otoño es mucho más acusado, mientras que los ejemplares captura-

dos en el piso supramediterráneo presentan un único pico en invierno, con las capturas proporcionalmente repartidas entre los meses de enero y febrero (Figura 5.16). Además, en el piso mesomediterráneo no se capturaron ejemplares de esta especie (Tabla 5.8). Todo ello indica que *H. captiosa* es una especie activa a bajas temperaturas.

Por su parte, *S. bistrigata* parece presentar patrones bien diferentes dependiendo del piso bioclimático (Figura 5.16). Así, en el piso mesomediterráneo el número de capturas estuvo muy repartido entre las estaciones de otoño, invierno y primavera con las mayores abundancias registradas en febrero y abril (Figura 5.16), aunque sin encontrarse diferencias significativas entre estaciones (Tabla 5.8). Por el contrario, en el piso supramediterráneo la mayor parte de los individuos se concentraron en el mes de octubre (Figura 5.8), aunque en este caso tampoco se encontraron diferencias significativas (Tabla 5.8). Por último, tampoco se encontraron diferencias significativas entre estaciones en el piso oromediterráneo (Tabla 5.8), donde la mayoría de los ejemplares fueron capturados en mayo y junio (Figura 5.16). A pesar de las diferentes fluctuaciones estacionales, no se encontraron diferencias significativas en las capturas entre los tres pisos bioclimáticos en ninguna de las estaciones.

A pesar de que los Heleomyzidae pueden llegar a ser capturados en números elevados sobre la carroña (ver por ejemplo HWANG & TURNER, 2005; FIEDLER *et al.*, 2008), las citas de esta familia en estudios de este tipo son poco frecuentes (ver capítulo 3, apartado 3.1.3). En la Península Ibérica, sólo CASTILLO MIRALBES (2002) incluye especies de Heleomyzidae en un inventario de insectos carroñeros, aunque en cualquier caso resalta que las capturas de estas especies fueron puntuales. Dichas capturas se realizaron en invierno y al comienzo de la primavera (CASTILLO MIRALBES, 2002). Las especies de la familia Heleomyzidae están generalmente asociadas a climas fríos (HÅGVAR & GREVE, 2003), por lo que presentan diferentes adaptaciones para soportar las bajas temperaturas (WOORLAND *et al.*, 2001), y suelen ser capturadas en las estaciones menos cálidas, como el otoño (ver por ejemplo FIEDLER *et al.*, 2008) o el invierno (BÄHRMANN, 1996; HÅGVAR & GREVE, 2003). Además, en el caso del género *Suillia* esta fenología podría estar relacionada con la estacionalidad de las trufas, que suponen una de las principales fuentes de alimento para las larvas de estos dípteros (GARCÍA-MONTERO *et al.*, 2004).

HÄGVAR & GREVE (2003) destacaron el hecho de que los dípteros capturados a elevadas latitudes en invierno eran mayoritariamente saprófagos en amplio sentido, como los pertenecientes a la familia Heleomyzidae. Se ha sugerido que la adaptación al frío que presentan estos dípteros podría conferirles una ventaja para colonizar sustratos apropiados para la ovoposición con el cambio de estación, una vez que se produce el deshielo y la nieve se derrite (HÄGVAR, 2010). Así, durante el invierno, los bosques podrían acumular excrementos y carroña que se conservarían congelados debido a las bajas temperaturas, y que volverían a estar disponibles una vez que las temperaturas aumentan con la proximidad de la primavera (HÄGVAR & GREVE, 2003; HÄGVAR, 2010). Aquellas hembras de dípteros sarcosaprófagos que han permanecido activas durante el invierno, y que están listas para ovopositar, serían de este modo las primeras en colonizar aquellos sustratos que en las semanas anteriores habrían permanecido congelados o cubiertos por la nieve (HÄGVAR, 2010). Un patrón de actividad anual muy similar es el que también presenta la especie necrófaga *Thyreophora cynophila* (familia Piophilidae), activa únicamente durante el invierno y que colonizaría los cadáveres de grandes mamíferos una vez que la nieve comienza a derretirse (MARTÍN-VEGA *et al.*, 2010a) (ver capítulo 3, apartado 3.3). Una de las razones que se han barajado para explicar el hecho de que esta especie no haya sido capturada ni observada durante más de 160 años, y por lo que llegó a considerarse totalmente extinta, es precisamente su particular fenología (MARTÍN-VEGA *et al.*, 2010a), ya que muchos entomólogos no realizan campañas de muestreo durante las estaciones más frías (McALPINE, 1977). Este razonamiento podría ser también válido para explicar la ausencia de citas de Heleomyzidae en algunos trabajos sobre insectos sarcosaprófagos, generalmente realizados en los periodos cálidos del año, en aquellos casos en los que no se ha realizado un estudio anual. Por otro lado, la existencia de una fauna sarcosaprófaga preferentemente invernal u otoñal remite a la idea, una vez más, del desarrollo por parte de las especies de diferentes patrones estacionales como estrategia para minimizar la competencia interespecífica y permitir la explotación de la carroña por parte de distintas especies en diferentes momentos del año (HANSKI & KUUSELA, 1980; HANSKI, 1987; MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 2007).

5.3.4 – Familia Sarcophagidae

Las fluctuaciones estacionales en la abundancia de las especies más numerosas de Sarcophagidae se representan gráficamente en la figura 5.17. El patrón es similar en las cuatro especies consideradas, con un pico máximo de abundancia que se alcanza en el mes de agosto (septiembre en la especie *S. lehmanni*) que decrece a continuación hasta llegar a cero individuos capturados en invierno. Sólo en el caso de *S. cultellata* y *S. lehmanni* el número de capturas comienza a crecer con la llegada de la primavera (Figura 5.17). Además, si se estudian las fluctuaciones estacionales en cada uno de los pisos bioclimáticos considerados, se observa que el patrón es idéntico en los pisos mesomediterráneo y supramediterráneo (Figura 5.18). En el piso oromediterráneo las capturas de Sarcophagidae fueron prácticamente insignificantes (Tabla 5.8). El único caso en el que se encuentran diferencias entre los pisos mesomediterráneo y supramediterráneo es el de la especie *S. lehmanni*, donde curiosamente los picos de mínima abundancia registrados en el piso mesomediterráneo entre los meses de junio y septiembre coinciden con los picos de máxima abundancia registrados en el supramediterráneo y viceversa (Figura 5.18). En cualquier caso, en ambos pisos bioclimáticos la especie fue claramente más abundante entre junio y septiembre, y no se encontraron diferencias significativas en ningún caso (Tabla 5.8).

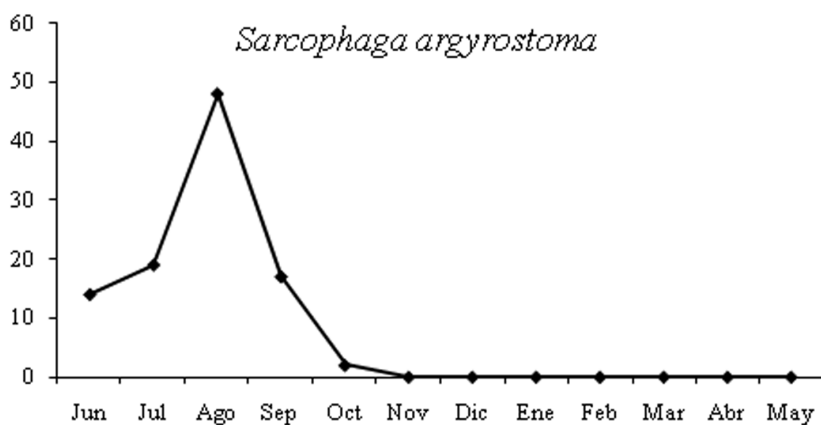


Figura 5.17. Fenología de las especies más abundantes de Sarcophagidae (aquellas de las que se capturaron más de 100 ejemplares), representada como porcentaje de individuos presente en cada uno de los meses de estudio.

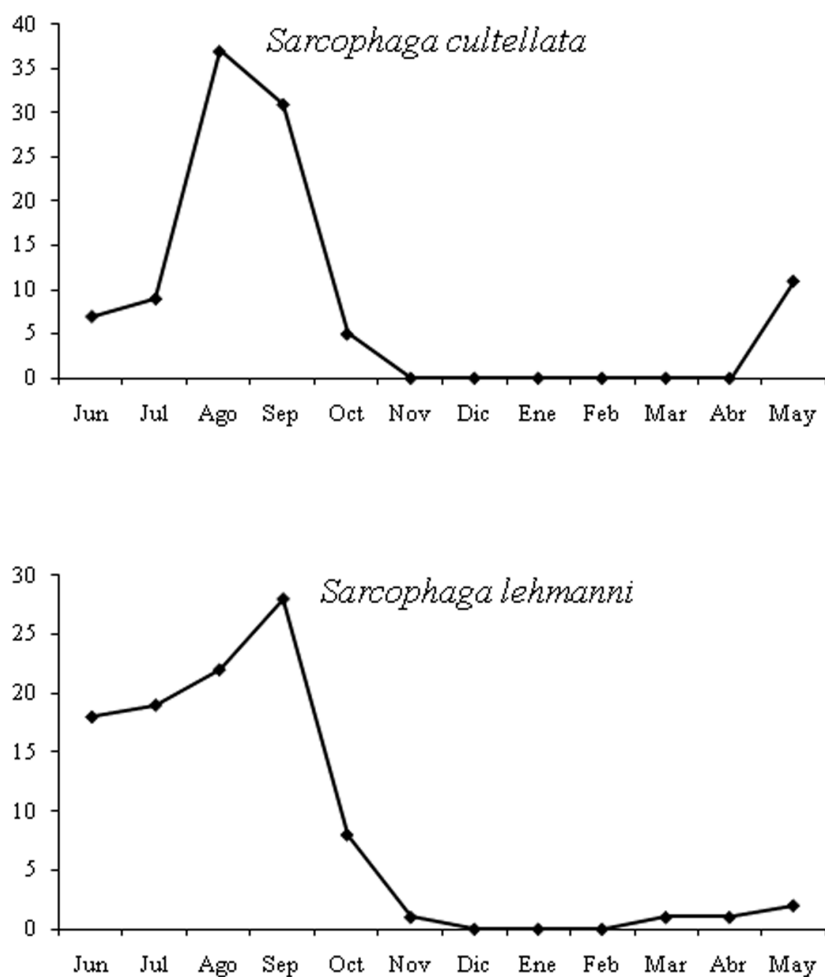


Figura 5.17. (Continuación) Fenología de las especies más abundantes de Sarcophagidae (aquellas de las que se capturaron más de 100 ejemplares), representada como porcentaje de individuos presente en cada uno de los meses de estudio.

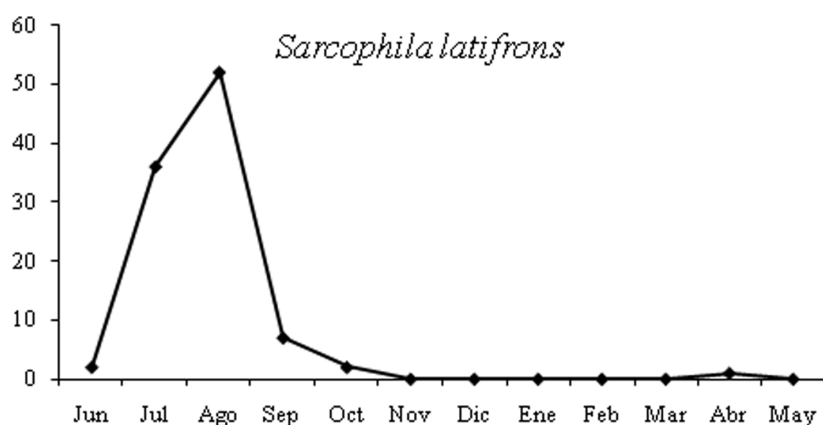


Figura 5.17. (Continuación) Fenología de las especies más abundantes de Sarcophagidae (aquellas de las que se capturaron más de 100 ejemplares), representada como porcentaje de individuos presente en cada uno de los meses de estudio.

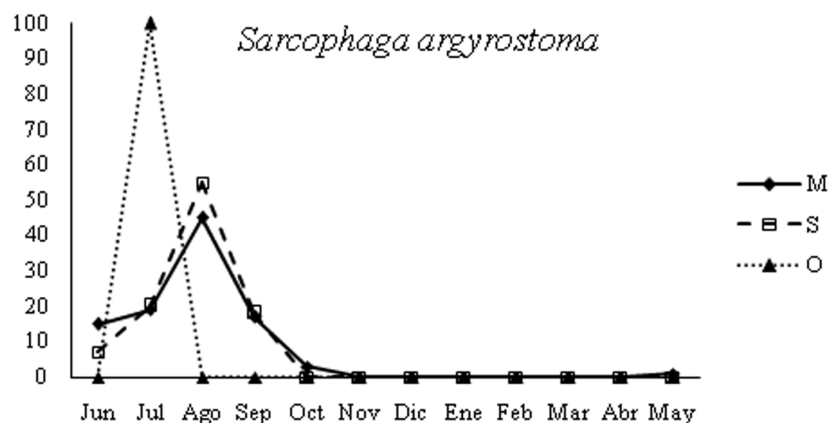


Figura 5.18. Fenología de las especies más abundantes de Sarcophagidae (aquellas de las que se capturaron más de 100 ejemplares), representada como porcentaje de individuos presente en cada uno de los meses de estudio, en cada uno de los tres pisos bioclimáticos estudiados. M: mesomediterráneo; S: supramediterráneo; O: oromediterráneo.

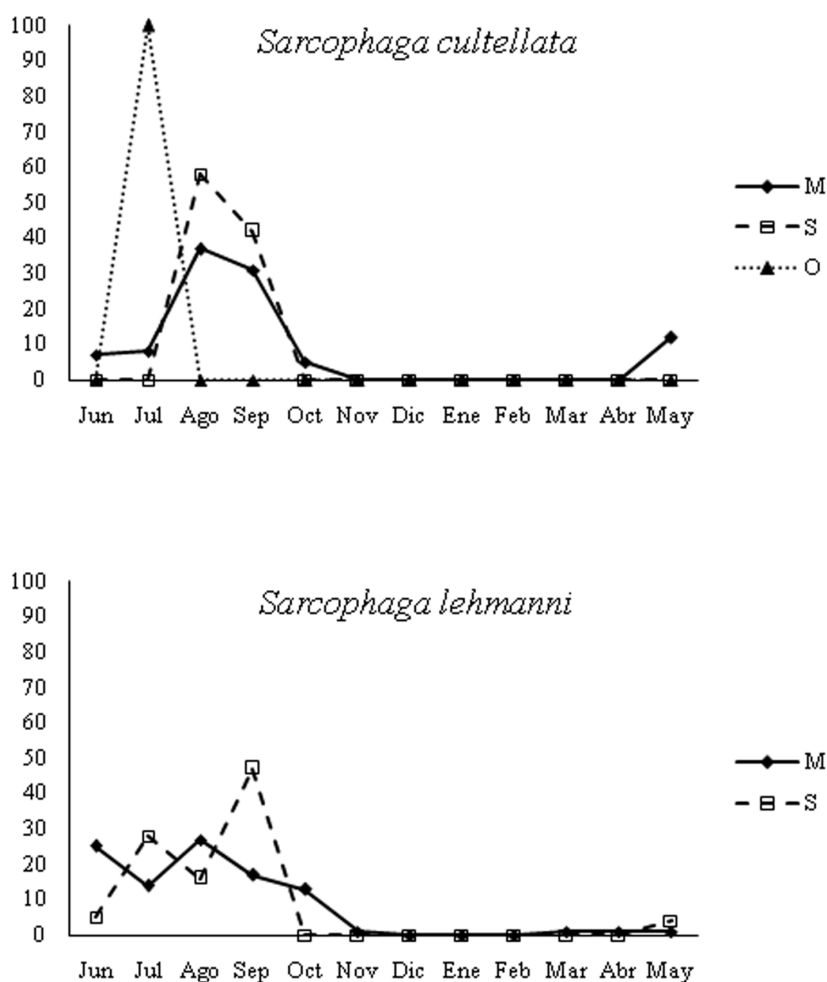


Figura 5.18. (Continuación) Fenología de las especies más abundantes de Sarcophagidae (aquellas de las que se capturaron más de 100 ejemplares), representada como porcentaje de individuos presente en cada uno de los meses de estudio, en cada uno de los tres pisos bioclimáticos estudiados. M: mesomediterráneo; S: supramediterráneo; O: oromediterráneo.

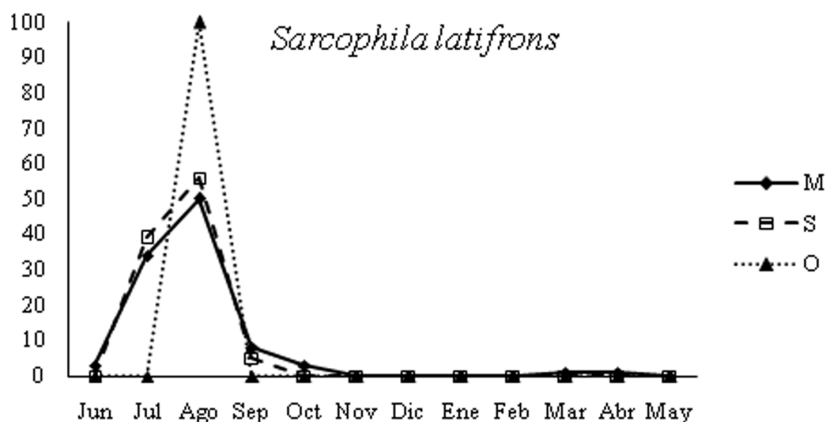


Figura 5.18. (Continuación) Fenología de las especies más abundantes de Sarcophagidae (aquellas de las que se capturaron más de 100 ejemplares), representada como porcentaje de individuos presente en cada uno de los meses de estudio, en cada uno de los tres pisos bioclimáticos estudiados. M: mesomediterráneo; S: supramediterráneo; O: oromediterráneo.

En la región mediterránea ha sido puesta de manifiesto la práctica ausencia de sarcófagidos sobre carroña durante el invierno (TANTAWI *et al.*, 1996; ARNALDOS *et al.*, 2001), con lo que su periodo de actividad parece extenderse desde la primavera hasta bien entrado el otoño (DOMÍNGUEZ MARTÍNEZ & GÓMEZ FERNÁNDEZ, 1957). Aunque TANTAWI *et al.* (1996) encontraron que los sarcófagidos eran más abundantes en primavera y otoño, sugiriendo que en verano las altas temperaturas impedirían el correcto desarrollo, este no parece ser el patrón observado en los estudios realizados en la Península Ibérica, donde los sarcófagidos son claramente más abundantes durante el periodo estival (MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 2000b; ROMERA *et al.*, 2003).

En cuanto a la composición de especies, la abundancia de las mismas en relación con la carroña parece variar de una región a otra de la Península Ibérica (MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 2000b; ROMERA *et al.*, 2003). *Sarcophaga argyrostoma* es una de las especies más destacadas en este tipo de estudios, lo que indicaría su importancia en las comunidades de dípteros sarcosaprófagos. TANTAWI *et al.* (1996) establecieron que esta especie criaba con éxito sobre la carroña únicamente en otoño, aunque CASTILLO MIRALBES (2002) extiende su

periodo de actividad también al verano, mientras que ROMERA *et al.* (2003) sugieren que, en el sudeste español, *S. argyrostoma* sólo está relacionada con los cadáveres durante los meses más cálidos del año, lo que concuerda también con los resultados del presente trabajo. Por otro lado, MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.* (2000b) no capturaron ejemplares de *S. argyrostoma* en su estudio sobre sarcófagidos en un encinar mesomediterráneo, aunque dos de las especies más abundantes entre sus capturas fueron *S. lehmanni* y *S. latifrons*, también entre las más abundantes en este estudio. En aquel, ambas especies (y el resto de especies más abundantes de sarcófagidos) fueron claramente más abundantes entre los meses de julio y septiembre (MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 2000b), en clara concordancia con los resultados aquí presentados.

5.3.5 – Familia Piophilidae

Prochyliza nigrimana fue la única especie de piofilido representada por más de cien ejemplares en las capturas de este estudio (Tabla 5.7). La fluctuación estacional en el número de capturas de esta especie se representa gráficamente en la figura 5.19. Como puede observarse, la especie presenta un claro pico de máxima abundancia en verano, coincidiendo con los meses de junio y julio. A continuación, las capturas de la especie disminuyen bruscamente hasta ser igual a cero durante el invierno. Sólo vuelve a aparecer un pico de abundancia en el mes de abril (Figura 5.19), aunque la abundancia de capturas de la especie en dicho mes fue significativamente inferior a la obtenida en verano (Tabla 5.8).

Al analizar estas variaciones estacionales en cada uno de los pisos bioclimáticos por separado (Figura 5.20) se observan unos resultados interesantes. En el piso oromediterráneo sólo se observa el pico de abundancia alcanzado por la especie durante el verano, con las capturas concentrándose mayoritariamente en los meses de junio y julio (Figura 5.20, Tabla 5.8). Así, en esta estación las capturas de *P. nigrimana* fueron significativamente más abundantes en el piso oromediterráneo ($\chi^2=166.6$; $p<0.001$), donde el número de capturas por trampas fue especialmente elevado (Tabla 5.8). Por el contrario, en el piso mesomediterráneo sólo se observa el pico de abundancia alcanzado en el mes de abril (Figura 5.19), con más del 80% de los ejemplares capturados en dicho mes (Figura 5.20). El piso supra-

mediterráneo, que se sitúa entre los pisos mesomediterráneo y oromediterráneo, presenta precisamente un patrón intermedio: en este piso bioclimático las capturas de *P. nigrimana* presentaron un pico de abundancia tanto en los meses de junio y julio como en el mes de abril (Figura 5.20), sin encontrarse diferencias significativas entre el número de ejemplares capturados en ambas estaciones (Tabla 5.8).

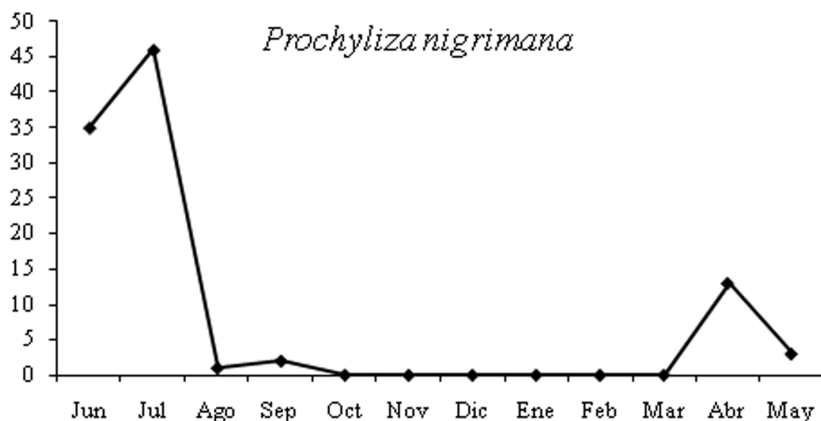


Figura 5.19. Fenología de la especie de Piophilidae *Prochylyza nigrimana*, representada como porcentaje de individuos presente en cada uno de los meses de estudio.

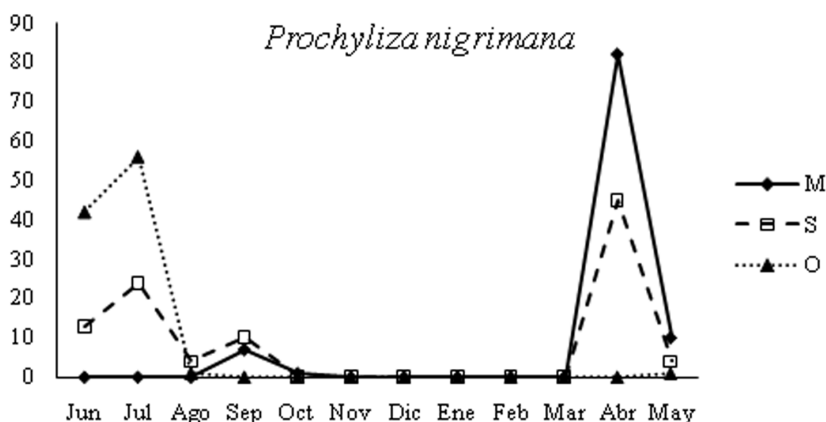


Figura 5.20. Fenología de la especie de Piophilidae *Prochylyza nigrimana*, representada como porcentaje de individuos presente en cada uno de los meses de estudio, en cada uno de los tres pisos bioclimáticos estudiados. M: mesomediterráneo; S: supramediterráneo; O: oromediterráneo.

En realidad, este patrón observado resulta aún más interesante si se tiene en cuenta que *P. nigrimana* es una especie polimórfica (MARTÍN-VEGA & BAZ, 2011), pudiéndose distinguir formas “claras” y formas “oscuras” (Figura 5.21). La existencia de individuos con distintos patrones de coloración había sido mencionada en algunos trabajos (ver por ejemplo ZUSKA & LAŠTOVKA, 1965; STEYSKAL, 1968; MERZ, 1996), pero nunca había sido tratada en detalle, aunque en el pasado provocó algunos problemas de sinonimia (STEYSKAL, 1968). En el presente estudio, de los 1052 individuos de *P. nigrimana* capturados (Tabla 5.7), 145 individuos pertenecieron a la forma oscura y 907 a la forma clara. Las formas oscuras pueden reconocerse por presentar una coloración general más oscura, con el segundo y tercer par de patas, así como las coxas del par anterior, parcialmente oscurecidas (Figura 5.21A). Por su parte, las formas claras son claramente distinguibles por su coloración general más clara, presentando el segundo y tercer par de patas, así como las coxas del par anterior, enteramente amarillas (Figura 5.21B). La tabla 5.9 muestra el número de capturas de cada uno de los dos morfotipos (formas claras y formas oscuras) en cada mes y en cada tipo de hábitat. Se encontraron diferencias significativas en todos los tipos de hábitat, excepto en los encinares mesomediterráneos sobre yesos (MEy), donde el número de ejemplares capturados fue escaso. En los hábitats situados en el piso supramediterráneo el número de individuos pertenecientes a la forma oscura fue significativamente mayor en los encinares, pero significativamente menor en los robledales (Tabla 5.9). La figura 5.22 representa gráficamente la proporción de capturas de cada morfotipo en cada uno de los tipos de hábitat considerados.

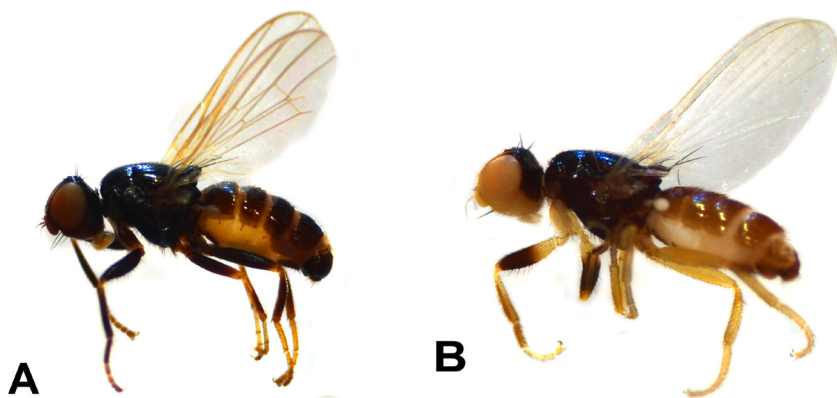


Figura 5.21. Morfotipos de la especie *Prochyliza nigrimana*. A: forma oscura, B: forma clara.

		MEc	MEy	MEa	MEg	SEg	SRg	OPg	Total
Junio	O	0	0	0	0	0	0	0	0
	C	0	0	0	0	0	18	343	361
Julio	O	0	0	0	0	0	0	0	0
	C	0	0	0	0	2	31	454	487
Agosto	O	0	0	0	0	0	0	0	0
	C	0	0	0	0	3	3	5	11
Septiem- bre	O	0	0	0	0	0	0	0	0
	C	4	1	2	0	13	0	0	20
Octubre	O	0	0	0	0	0	0	0	0
	C	0	1	0	0	0	0	0	1
Abril	O	14	5	31	31	47	14	0	142
	C	0	0	0	0	0	0	0	0
Mayo	O	0	0	0	0	1	0	2	3
	C	0	0	5	5	2	0	10	25
TOTAL	O	14	5	31	31	48	14	2	145
	C	4	2	7	5	25	52	812	907
X ²		5.55	1.28	15.15	18.77	7.24	21.87	806.02	551.94
P		<0.05	n.s.	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01

Tabla 5.9. Número de capturas por mes de los morfotipos de la especie *P. nigri-mana* en cada uno de los tipos de hábitat considerados, con los valores correspondientes del test de la χ^2 y los niveles de significancia. O: formas oscuras, C: formas claras.

Respecto a las capturas mensuales, entre los meses de junio y octubre sólo se capturaron individuos pertenecientes a la forma clara (Figura 5.23; Tabla 5.9), habiéndose capturado el mayor número en los pinares oromediterráneos sobre granito (OPg) en los meses de junio y julio (Tabla 5.9). Por su parte, la mayor parte de los individuos pertenecientes a la forma oscura fueron capturados en el mes de abril, mientras que mayo fue el único mes en el que se capturaron individuos de los dos morfotipos (Figura 5.23; Tabla 5.9).

Los casos de melanismo, es decir, la existencia de individuos con una pigmentación mayoritaria o totalmente oscura, ya sea como diferencias entre dos especies muy próximas o como polimorfismos

dentro de una misma especie (esto es, formas claras y formas oscuras), son muy comunes dentro del reino animal, aunque es quizá entre los insectos donde estos casos son más frecuentes (MAJERUS, 1998; TRUE, 2003). Dichos casos de melanismo son frecuentemente utilizados como ejemplos didácticos del funcionamiento de los mecanismos de selección natural y de la dinámica evolutiva; no hay más que recordar el clásico ejemplo del melanismo industrial en la especie de lepidóptero *Biston betularia* (L.) (BERRY, 2008). Sin embargo, los casos de melanismo en insectos podrían estar asociados con diversas presiones selectivas y efectos pleiotrópicos (MAJERUS, 1998; TRUE, 2003), estando frecuentemente correlacionados con cambios en genes de transcripción y en genes estructurales (WITTKOPP *et al.*, 2003). Además, en última instancia, los contextos ecológicos y genéticos precisos del melanismo en cada especie podrían ser únicos (TRUE, 2003).

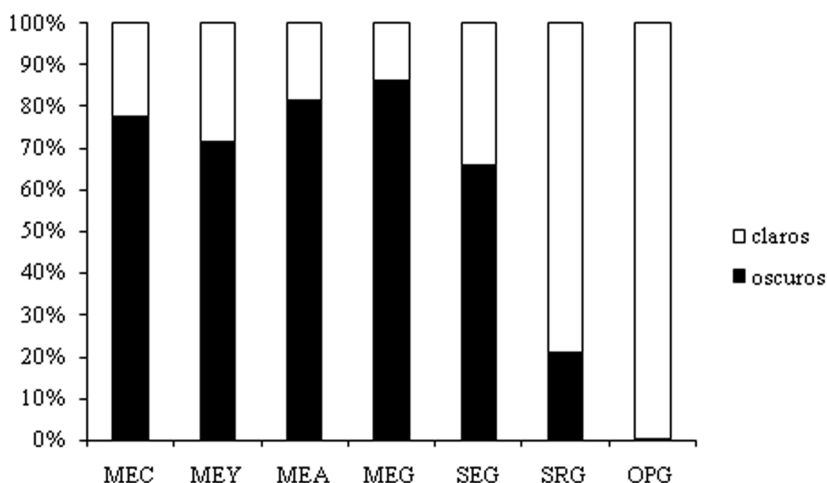


Figura 5.22. Porcentaje de morfotipos oscuros (barras negras) y morfotipos claros (barras blancas) de la especie *P. nigrimana* en cada uno de los tipos de hábitat considerados.

En el caso de *P. nigrimana*, los datos parecen indicar que existe una distribución estacional de los morfotipos: las formas oscuras fueron capturadas casi exclusivamente en abril, mientras que las formas claras podrían aparecer más tarde, en mayo, alcanzando su máxima abundancia en los meses de junio y julio (Figura 5.23). Aunque los datos del presente estudio sólo corresponden a un año de muestreo y por tanto no es posible asegurar la periodicidad de dicho

patrón estacional, en realidad los cambios en las frecuencias de los polimorfismos suelen ser cíclicos en los insectos, tal y como sugieren varias teorías y resultados experimentales (ZVEREVA *et al.*, 2002; SVENSSON & ABBOTT, 2005). Además, en otros muestreos realizados con la misma metodología que la de este estudio, llevados a cabo también en varios ecosistemas naturales del centro peninsular entre junio y septiembre de los años 2003 y 2007 (BAZ *et al.*, 2010b), se capturaron numerosos ejemplares de *P. nigrimana* pertenecientes a la forma clara, pero ninguno perteneciente a la forma oscura (datos no publicados).

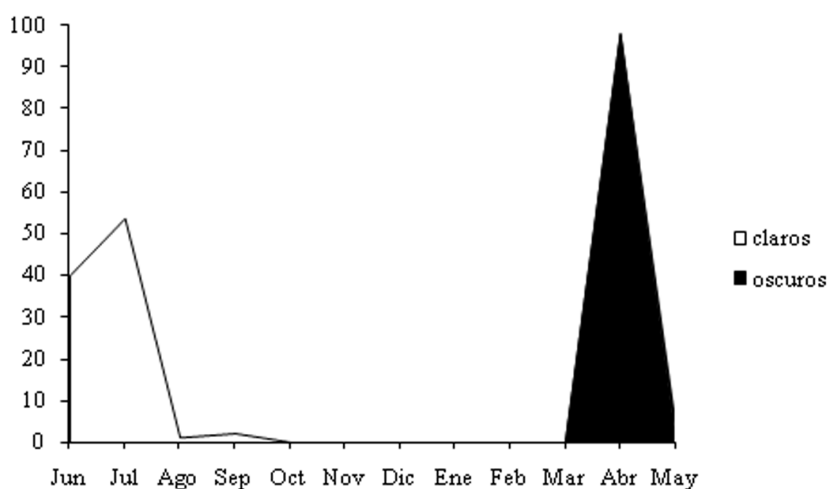


Figura 5.23. Capturas por mes de los morfotipos oscuros (área negra) y claros (área blanca) de la especie *P. nigrimana*, expresadas como porcentajes del número total de individuos capturados para cada morfotipo.

Una eclosión más temprana de las formas oscuras en comparación con la de las formas claras ha sido observada en varias especies de insectos (TRUE, 2003), así como una esclerotización más rápida de la cutícula de las formas oscuras (THOMPSON *et al.*, 2002). En este contexto, la emergencia de las formas oscuras de *P. nigrimana* al comienzo de la primavera en contraste con una eclosión más tardía de las formas claras estaría en concordancia con la teoría del melanismo térmico, que sugiere que las formas oscuras son favorecidas en periodos con menos horas de luz debido a una absorción más eficiente de la radiación solar (BRAKEFIELD, 1984). Por el contrario, las formas claras podrían estar en ventaja en verano, cuando las horas de luz aumentan y por lo tanto un sobrecalentamiento de

las formas oscuras sería bastante probable (CLUSELLA TRULLAS *et al.*, 2007). En este sentido, se ha observado una correlación negativa entre el número de horas de luz y la frecuencia de morfotipos oscuros en el coleóptero *Adalia bipunctata* (L.) (BRAKEFIELD, 1984). Además, se ha sugerido que los polifenismos estacionales, es decir, aquellos patrones de cambios fenotípicos que se producen en generaciones sucesivas y se repiten anualmente bajo algún tipo de control ambiental (SHAPIRO, 1976), son típicamente inducidos por un cambio en el fotoperiodo, de modo que los insectos pueden desarrollar fenotipos alternativos dependiendo de la duración del fotoperiodo (NIJHOUT, 2003).

Por otro lado, estos resultados muestran también las diferencias en la abundancia de cada morfotipo a través de los tres pisos bioclimáticos muestreados (Figura 5.22). Esta diferencia podría deberse al gradiente de altura que precisamente marcan estos pisos bioclimáticos, así como a las diferentes temperaturas asociadas con dicho gradiente (RIVAS-MARTÍNEZ *et al.*, 1987). Así, la actividad de las formas oscuras al principio de la primavera sería posible en las localidades de los pisos mesomediterráneo y supramediterráneo, pero las temperaturas podrían ser demasiado frías durante esa época del año en el piso oromediterráneo (Tabla 5.9). De hecho, la temperatura media en el mes de abril es de 11°C y 9.5°C en las localidades situadas en los pisos mesomediterráneo y supramediterráneo respectivamente, mientras que las localidades del piso oromediterráneo registran una temperatura media en abril de 5.6°C (NINYEROLA *et al.*, 2005). En contraste, la temperatura media en los meses de junio y julio es respectivamente de 20°C y 24°C en las localidades situadas en el piso mesomediterráneo, lo que podría ser excesivamente cálido incluso para las formas claras (MARTÍN-VEGA & BAZ, 2011). De hecho, las especies de piofilidos parecen ser poco tolerantes a las temperaturas de verano en este piso bioclimático en el centro peninsular (MARTÍN-VEGA *et al.*, 2011). Consecuentemente, en verano las formas claras son significativamente más abundantes en las localidades situadas en los pisos supramediterráneo y oromediterráneo (Figura 5.22; Tabla 5.9), donde la temperatura media en el mes de junio es de 18°C y 14.6°C respectivamente y la de julio de 21.3°C y 18.6°C respectivamente (NINYEROLA *et al.*, 2005).

Lamentablemente, existe una total falta de información sobre la dinámica de poblaciones, voltinismo y longevidad de *P. nigri-manus*. Además, diversas presiones selectivas y distintos efectos co-

rrelacionados podrían estar asociados con el melanismo en insectos y frecuentemente es más de un mecanismo ecológico el que afecta al melanismo de una especie determinada (TRUE, 2003), así que es difícil especificar el contexto ecológico en este caso. Una emergencia más temprana podría beneficiar a las formas oscuras con un mayor éxito reproductivo (TRUE, 2003), lo que podría compensar los elevados costes asociados con la producción de melanina (THOMPSON *et al.*, 2002). Por otro lado, debe haber alguna ventaja compensatoria para tener una cutícula más clara y emerger más tarde, pero la naturaleza de dicha ventaja no está clara (THOMPSON *et al.*, 2002). Por último, diversos modelos teóricos establecen que la existencia de diferentes tiempos de emergencia introduce factores dependientes de las frecuencias, manteniendo así los polimorfismos (MANI, 1981); y un fenotipo introducido a través de un cambio ambiental puede convertirse en un fenotipo adaptativo a través de cambios genéticos cuantitativos (SUZUKI & NIJHOUT, 2006). Quizá futuros estudios a largo plazo en las poblaciones naturales de *P. nigrimana* puedan ayudar a aclarar algunas de estas cuestiones.

5.3.6 – Familia Ulidiidae

En el caso de la familia Ulidiidae también fue únicamente una especie, *H. gyrans*, la que estuvo representada por más de cien ejemplares (Tabla 5.7). La fluctuación estacional en el número de capturas de esta especie se representa gráficamente en la figura 5.21. Tal y como puede observarse, la mayoría de los ejemplares fueron capturados en verano (Tabla 5.8), con un claro pico de máxima abundancia en el mes de agosto, cuando fue capturada casi la mitad de los individuos (Figura 5.24).

Analizando por separado las capturas de *H. gyrans* en cada uno de los pisos bioclimáticos considerados (Figura 5.25), no se observan grandes diferencias respecto al patrón general (Figura 5.24). En los pisos mesomediterráneo y supramediterráneo la mayor parte de las capturas sigue concentrándose mayoritariamente en los meses de verano (Tabla 5.8). En el piso supramediterráneo, el pico de máxima abundancia se mantiene en el mes de agosto, mientras que en el piso mesomediterráneo se observa también un pico en el mes de junio (Figura 5.25). De cualquier modo, *H. gyrans* parece presentar un periodo de actividad claramente limitado a los meses más cálidos.

Esta preferencia por las altas temperaturas podría explicar la ausencia de *H. gyrans* en el piso oromediterráneo, donde las temperaturas son sensiblemente inferiores durante todo el año.

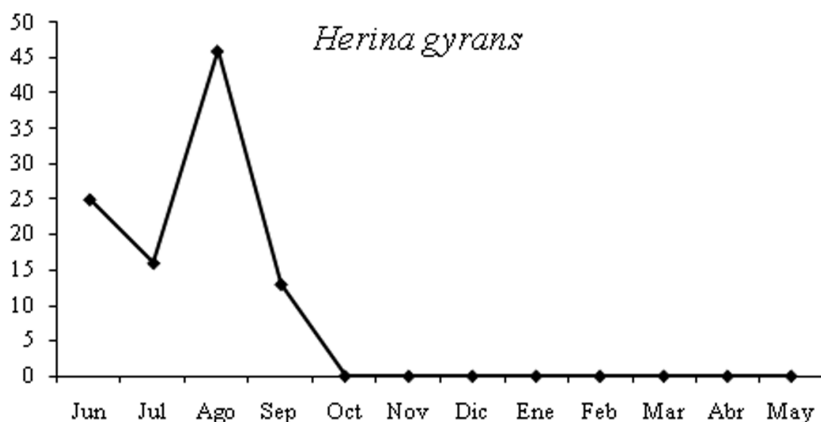


Figura 5.24. Fenología de la especie de Ulidiidae *Herina gyrans*, representada como porcentaje de individuos presente en cada uno de los meses de estudio.

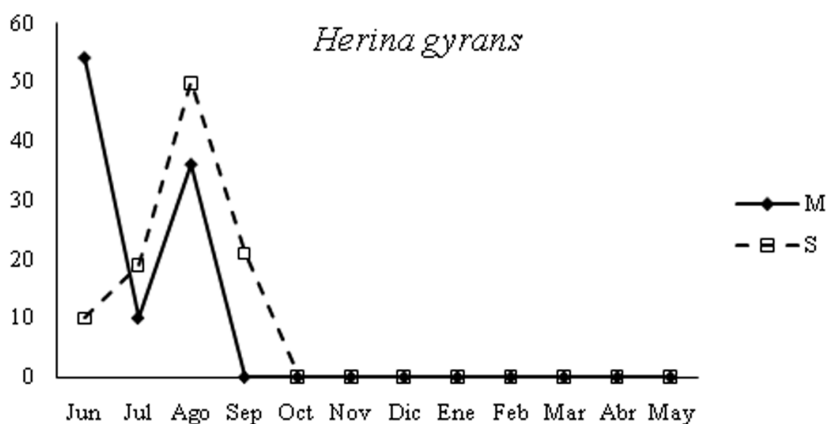


Figura 5.25. Fenología de la especie de Ulidiidae *Herina gyrans*, representada como porcentaje de individuos presente en cada uno de los meses de estudio, en cada uno de los tres pisos bioclimáticos estudiados. M: mesomediterráneo; S: supramediterráneo; O: oromediterráneo.

Las citas de especies de Ulidiidae en estudios sobre las comunidades de insectos sarcosaprófagos son escasas, y además se desconoce la biología de muchas de las especies de esta familia, como ocurre precisamente con *H. gyrans* (ver capítulo 3, apartado 3.1.11). Por tanto, aparentemente estos son los primeros datos sobre la fenología de esta especie en relación con la carroña.

Capítulo 6

Los agregados de dípteros sarcosaprófagos

Las especies no son entidades que actúan aisladas, sino que se relacionan entre sí de diferentes modos, dando lugar a complejas redes de interacción (MONTROYA *et al.*, 2001). Las especies de dípteros sarcosaprófagos no son una excepción, de modo que es posible reconocer agregados de especies entre las que existen intensas relaciones de competencia, y en los que generalmente acaba dominando una sola o unas pocas especies (HANSKI, 1987). De hecho, estos agregados de especies de dípteros sarcosaprófagos forman parte a su vez de una comunidad de artrópodos que interaccionan entre sí en el proceso de descomposición de la carroña, y que comprende no sólo a otros grupos de insectos necrófagos, sino también a especies coprófagas, dermatófagas, queratófagas, detritívoras, depredadoras y parásitas (BRAACK, 1987), o incluso de grupos tróficos muy diferentes (BAZ *et al.*, 2010b; GÓMEZ-GÓMEZ *et al.*, 2010).

Estas comunidades de insectos sarcosaprófagos varían no sólo en composición de unas regiones geográficas a otras (ARNALDOS *et al.*, 2006) o incluso a través de diferentes gradientes dentro de una misma localidad (MACLEOD & DONNELLY, 1962; BAZ *et al.*, 2007), sino que además dependen en gran medida del clima, que influye significativamente en el tamaño de sus poblaciones (GOULSON *et al.*, 2005). En este sentido, en el capítulo anterior quedó de manifiesto que determinadas especies de dípteros sarcosaprófagos presentan

diferentes patrones fenológicos, lo que permite que puedan coexistir explotando el mismo tipo de recurso y que sus distribuciones estacionales puedan solaparse (HANSKI, 1987). Además, las diferencias entre hábitats, principalmente al nivel de temperatura y vegetación, pueden influir en la sucesión y composición de especies y alterar el proceso de descomposición (CAMPOBASSO *et al.*, 2001). Por todo esto, conocer y caracterizar las comunidades de insectos sarcosaprófagos en los diferentes ecosistemas y a través de las distintas estaciones del año resulta interesante desde el punto de vista ecológico, pero también de gran utilidad a la hora de aplicar la entomología a las ciencias forenses, ya que en muchos casos son precisamente esas diferencias las que aportan el grado de precisión y la información necesarios para resolver este tipo de investigaciones. Así, allí donde las especies representativas de un hábitat específico son conocidas, un estudio de las evidencias entomológicas pueden indicar la localización geográfica en el momento de la muerte y posibles movimientos del cadáver entre hábitats (Voss *et al.*, 2009). Diferencias en la composición de especies asociadas con la carroña en las diferentes estaciones del año pueden ofrecer también una información valiosa para determinar el momento del año en el que ocurrió la muerte, en aquellos casos en los que el intervalo post-mortem es especialmente amplio (MORETTI *et al.*, 2011).

6.1 – VARIACIÓN ESPACIAL DE LOS AGREGADOS DE ESPECIES DE DÍPTEROS SARCOSAPRÓFAGOS Y PREFERENCIAS DE HÁBITAT DE LAS PRINCIPALES ESPECIES

Con los datos de capturas realizadas en los siete tipos de hábitat estudiados a lo largo de un año completo (ver capítulo 2) se estudiaron las diferentes asociaciones de especies en función de esos hábitats. Para ello, se utilizó el programa PRIMER v5 (CLARKE & GORLEY, 2001), aplicando los principales métodos que ofrece este software (CLARKE, 1993). En este sentido, se escogió como medida de similitud entre las muestras el índice de Bray-Curtis (BRAY & CURTIS, 1957; CLARKE *et al.*, 2006). Para asegurar que los agregados de especies fueran caracterizados con especies mínimamente representadas, y así evitar las posibles sobrestimas que las especies extremadamente raras pudieran producir en el cálculo de las diferencias entre las diferentes localidades, sólo se consideraron en estos análisis aquellas especies representadas por al menos diez ejemplares en las capturas del pre-

sente estudio. Además, para evitar los efectos de un posible sesgo en el muestreo con respecto a la abundancia de los insectos, y al diferente número de localidades muestreadas para cada uno de los pisos bioclimáticos, los datos fueron transformados logarítmicamente ($\log [x+1]$). Las diferencias en los agregados de especies entre las localidades muestreadas se analizaron visualmente mediante un análisis de agrupamiento o *cluster* (Figura 6.1) y un gráfico de ordenación nMDS (*non-metric multidimensional scaling*) (Figura 6.2), basados ambos en la matriz de similitud de Bray-Curtis (BRAY & CURTIS, 1957; CLARKE *et al.*, 2006).

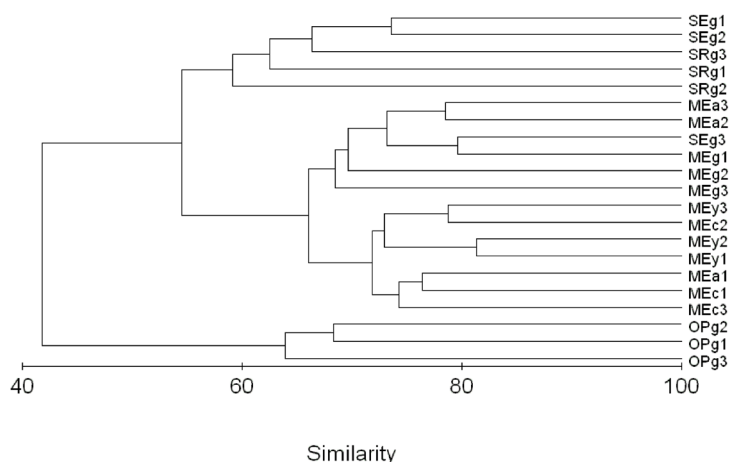


Figura 6.1. Análisis de agrupamiento (*cluster*) de las 21 localidades estudiadas a partir de las capturas obtenidas durante el año de muestreo.

Como puede observarse en el gráfico de ordenación nMDS (Figura 6.2), parecen existir tres grupos bien diferenciados que se corresponderían con los tres pisos bioclimáticos estudiados: mesomediterráneo, supramediterráneo y oromediterráneo, si bien la localidad SEg3, correspondiente a un encinar supramediterráneo sobre suelos graníticos (ver capítulo 2), presenta en realidad un agregado de especies del tipo que caracteriza las localidades del piso mesomediterráneo (Figura 6.2). Una de las ventajas de los gráficos nMDS es su sencilla interpretación, de forma que los puntos que aparecen muy juntos representan muestras con una composición de especies muy similar, mientras que los puntos alejados corresponden a comunidades muy diferentes (CLARKE & GORLEY, 2001). Atendiendo a esta interpretación, podría concluirse que los agregados de especies de las

localidades situadas en el piso mesomediterráneo (junto con la localidad SEg3) son muy similares entre sí (Figura 6.2). Por el contrario, las localidades situadas en el piso supramediterráneo y oromediterráneo, si bien forman dos grupos claramente diferenciados, no parecen presentar una composición de especies tan homogénea (Figura 6.2). De hecho, los agregados de especies que caracterizan los robledales supramediterráneos SRg1 y SRg2 parecen más cercanos a aquellos de los pinares oromediterráneos, mientras que los encinares supramediterráneos SEg1 y SEg2, junto con el robledal SRg3, parecen ser más similares a los encinares mesomediterráneos, hecho constatado al realizar el análisis de agrupamiento (Figura 6.1). En cualquier caso, el método de ordenación nMDS maximiza la correlación entre las medidas de distancia y la distancia que existe en el espacio de ordenación, minimizando de esta manera el “estrés”, que calcula el desajuste existente entre los dos tipos de distancia, con valores que oscilan entre 0 (mínimo estrés) y 0.2 (máximo estrés). Valores de estrés inferiores a 0.1 indican una buena ordenación, sin posibilidad real de interpretaciones erróneas (CLARKE, 1993; CLARKE & GORLEY, 2001). En este caso, el estrés calculado es de 0.09 (Figura 6.2), lo que por tanto entra dentro del rango esperado para una ordenación fiable (CLARKE, 1993; CLARKE & GORLEY, 2001).

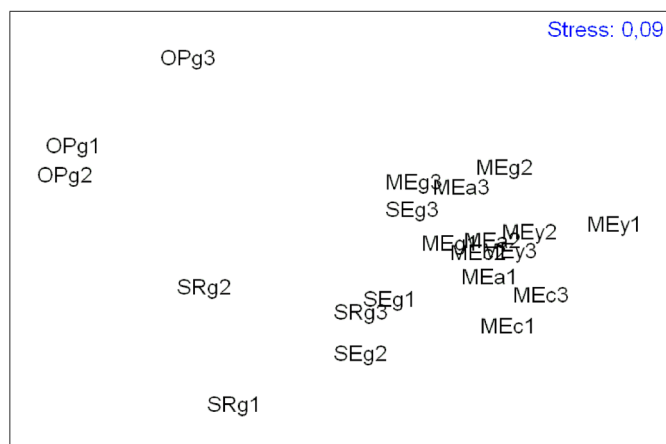


Figura 6.2. Gráfico de ordenación nMDS (*non-metric multi-dimensional scaling*) de las 21 localidades estudiadas a partir de las capturas obtenidas durante el año de muestreo.

La existencia de tres tipos de agregados de especies de dípteros sarcosaprófagos, correspondientes a cada uno de los tres pisos bioclimáticos considerados en el presente estudio, parece clara (Figuras 6.1 y 6.2), pero un análisis de similitud (ANOSIM) permite estimar si las diferencias entre esos tres tipos de agregados de especies son realmente significativas. En este caso, las diferencias entre los agregados de especies que caracterizarían cada uno de los pisos son claramente significativas, con un nivel de significación menor del 5% (o lo que es lo mismo, un nivel de confianza mayor del 95%) en las diferencias existentes entre la composición de especies de los pisos supramediterráneo y oromediterráneo, y con un nivel de significación menor del 1% (o lo que es lo mismo, un nivel de confianza mayor del 99%) en las diferencias existentes entre la composición de especies del piso mesomediterráneo en comparación con los otros dos pisos bioclimáticos (Tabla 6.1).

Grupos	Estadístico R	Nivel de significación (%)
Mesomed. – Suprmed.	0.66	0.1
Mesomed. – Oromed.	1	0.2
Suprmed. – Oromed.	0.92	1.2

Tabla 6.1. Valores del estadístico R y niveles de significación (representados como porcentaje) para cada una de las comparaciones posibles entre los agregados de especies característicos de los tres pisos bioclimáticos.

Además, los valores del estadístico R dan una medida absoluta del grado de separación entre dos grupos, con valores que oscilan entre 0 (separación indistinguible) y 1 (grupos completamente separados). En este sentido, se considera que valores de R mayores de 0.75 corresponden a grupos bien separados (CLARKE & GORLEY, 2001), como ocurre en este caso al comparar los agregados de especies que caracterizan el piso oromediterráneo con los que caracterizan el resto de pisos. En concreto, la separación entre los agregados de especies del piso mesomediterráneo y oromediterráneo es máxima (Tabla 6.1). Por otro lado, valores de R entre 0.5 y 0.75 corresponden a grupos claramente separados pero cuyas composiciones de especies se solapan en algunos puntos (CLARKE & GORLEY, 2001), tal y como parece ocurrir con los agregados de especies que caracterizan los pisos mesomediterráneo y supramediterráneo (Tabla 6.1). No obstante, hay que recordar que una de las localidades situadas en el piso supramediterráneo (la localidad SEg3) parece presentar una composición de especies mucho más similar a la característica de las localidades

mesomediterráneas (Figura 6.2), lo que podría haber influido en un valor menor de R. Por su parte, el agregado de especies que caracteriza al piso oromediterráneo parece ser muy diferente del de los otros pisos bioclimáticos, como demuestran los elevados valores de R obtenidos (Tabla 6.1).

Una vez comprobada la existencia significativa de diferentes agregados de especies que caracterizan cada uno de los tres pisos bioclimáticos estudiados, se plantea inevitablemente la pregunta de cuáles es la composición de cada uno de esos agregados. El método SIMPER (*similarity percentages*) permite conocer cuáles son las especies típicas de cada grupo, es decir, aquellas especies que han sido capturadas en gran abundancia en muchas de las muestras de un grupo determinado. La tabla 6.2 muestra aquellas especies que suponen en término medio el 90% de la composición faunística de cada uno de los pisos, así como su abundancia media en las muestras del piso bioclimático correspondiente y su contribución al agregado de especies que caracteriza cada uno de los pisos. Como puede observarse en dicha tabla, el agregado de especies que caracteriza el piso mesomediterráneo estaría formado fundamentalmente por 21 especies, siendo aquellas que contribuyen en mayor parte las especies *C. albiceps*, *C. vicina* y *M. levida*, que suponen en conjunto algo más del 25% de los individuos capturados en dicho piso bioclimático. Por otro lado, el agregado de especies que caracteriza el piso supramediterráneo estaría formado fundamentalmente por 23 especies, siendo aquellas que contribuyen en mayor parte las mismas que lo hacen en el piso mesomediterráneo, aunque en distinto orden (Tabla 6.2). Por último, el agregado de especies característico del piso oromediterráneo estaría formado fundamentalmente por 11 especies, contribuyendo en mayor grado las especies *P. nigrimana*, *M. levida* y *C. vicina* (Tabla 6.2).

Piso bioclimático	Especie	Abundancia media	Similitud media	Contribución (%)	Acumulación (%)
Mesomed.					
	<i>C. albiceps</i>	307.83	7.51	10.27	10.27
	<i>C. vicina</i>	119.17	6.15	8.42	18.69
	<i>M. levida</i>	106.08	5.72	7.83	26.52

Tabla 6.2. Especies que contribuyen en mayor número a formar el agregado de dípteros sarcosaprófagos típico de cada piso bioclimático. Mesomed.: Mesomediterráneo, Supramed.: Supramediterráneo, Oromed.: Oromediterráneo.

Piso bio-climático	Especie	Abundancia media	Similitud media	Contribución (%)	Acumulación (%)
Mesomed.	<i>S. argyros-toma</i>	30.17	4.52	6.19	32.71
	<i>S. cultellata</i>	37.33	4.32	5.91	38.62
	<i>M. domes-tica</i>	61.33	4.06	5.56	44.18
	<i>L. sericata</i>	35.25	3.81	5.21	49.39
	<i>N. ruficeps</i>	47.58	3.35	4.58	53.98
	<i>M. prolapsa</i>	11.08	2.93	4.01	57.99
	<i>C. vomito-ria</i>	11.42	2.88	3.93	61.92
	<i>S. latifrons</i>	11.67	2.77	3.79	65.71
	<i>S. nemorum</i>	9.08	2.55	3.49	69.20
	<i>M. stabu-lans</i>	22.83	2.41	3.30	72.50
	<i>H. ignava</i>	12.00	2.31	3.17	75.67
	<i>S. lehmanni</i>	7.50	2.06	2.81	78.48
	<i>S. bistrigata</i>	18.42	1.87	2.56	81.04
	<i>S. flagripes</i>	7.08	1.64	2.24	83.28
	<i>P. luteovil-losa</i>	4.42	1.53	2.09	85.37
	<i>P. nigri-mana</i>	8.25	1.38	1.89	87.26
	<i>P. mediter-ranea</i>	3.08	1.17	1.60	88.86
	<i>R. pernix</i>	3.17	1.11	1.52	90.38
Supra-med.	<i>M. levida</i>	635.17	7.16	10.69	10.69
	<i>C. vicina</i>	112.83	5.94	8.87	19.57
	<i>C. albiceps</i>	189.83	5.34	7.97	27.54
	<i>C. vomito-ria</i>	117.00	4.81	7.18	34.72
	<i>M. prolapsa</i>	33.50	3.71	5.54	40.27

Tabla 6.2. (Continuación) Especies que contribuyen en mayor número a formar el agregado de dípteros sarcosaprófagos típico de cada piso bioclimático. Mesomed.: Mesomediterráneo, Supramed.: Supramediterráneo, Oromed.: Oromediterráneo.

Piso bio-climático	Especie	Abundancia media	Similitud media	Contribución (%)	Acumulación (%)
Supra-med.	<i>P. nigri-mana</i>	22.33	3.59	5.36	45.63
	<i>H. ignava</i>	31.17	2.78	4.16	49.78
	<i>S. lehmanni</i>	9.50	2.65	3.97	53.75
	<i>L. sericata</i>	11.83	2.58	3.86	57.60
	<i>S. nemorum</i>	12.00	2.50	3.74	61.35
	<i>S. argyros-toma</i>	18.00	2.28	3.40	64.75
	<i>P. mediter-ranea</i>	5.67	1.96	2.93	67.67
	<i>S. latifrons</i>	18.00	1.84	2.74	70.42
	<i>N. ruficeps</i>	26.33	1.70	2.54	72.96
	<i>P. errans</i>	4.33	1.65	2.46	75.42
	<i>P. pallida</i>	48.00	1.57	2.34	77.76
	<i>S. bistrigata</i>	11.33	1.49	2.23	79.99
	<i>P. vagabun-da</i>	6.17	1.26	1.89	81.88
	<i>H. gyrans</i>	30.83	1.26	1.88	83.76
	<i>P. subventa</i>	7.17	1.12	1.68	85.44
	<i>M. domes-tica</i>	6.17	1.12	1.67	87.11
	<i>L. caesar</i>	6.83	1.05	1.57	88.68
	<i>P. rudis</i>	4.00	0.97	1.45	90.14
Oromed.	<i>P. nigri-mana</i>	271.33	10.15	14.50	14.50
	<i>M. levida</i>	124.67	9.07	12.96	27.46
	<i>C. vicina</i>	101.67	8.95	12.78	40.23
	<i>C. vomito-ria</i>	59.67	8.43	12.04	52.28
	<i>H. captiosa</i>	64.67	6.98	9.96	62.24
	<i>S. sterco-raria</i>	9.33	4.53	6.46	68.70

Tabla 6.2. (Continuación) Especies que contribuyen en mayor número a formar el agregado de dípteros sarcosaprófagos típico de cada piso bioclimático. Mesomed.: Mesomediterráneo, Supra-med.: Supramediterráneo, Oromed.: Oromediterráneo.

Piso bio-climático	Especie	Abundancia media	Similitud media	Contribución (%)	Acumulación (%)
Oromed.	<i>P. vagabunda</i>	41.33	4.25	6.07	74.77
	<i>S. nemorum</i>	18.67	3.77	5.39	80.16
	<i>M. prolapsa</i>	4.67	2.97	4.25	84.40
	<i>N. ruficeps</i>	5.33	2.41	3.44	87.84
	<i>S. bistrigata</i>	12.67	2.34	3.35	91.19

Tabla 6.2. (Continuación) Especies que contribuyen en mayor número a formar el agregado de dípteros sarcosaprófagos típico de cada piso bioclimático. Mesomed.: Mesomediterráneo, Supramed.: Supramediterráneo, Oromed.: Oromediterráneo.

A primera vista, al analizar cuáles son las especies que contribuyen en mayor número a conformar el agregado de especies característico de cada piso bioclimático, llaman la atención una serie de factores. En primer lugar, los agregados de especies de los pisos mesomediterráneo y supramediterráneo parecen ser muy similares en cuanto a composición, aunque difieren en el porcentaje en el que dichas especies contribuyen para conformar esos agregados. De hecho, aunque las especies más abundantes son generalmente útiles para discriminar entre grupos, en ocasiones estas especies pueden ser en realidad típicas de varios grupos (CLARKE & GORLEY, 2001), como ocurre en este caso con especies como *M. levida* o *C. vicina*, ambas entre las más abundantes de los tres pisos bioclimáticos (Tabla 6.2). En este sentido, el método SIMPER permite conocer también cuáles son las especies útiles para diferenciar y discriminar entre los agregados típicos de cada grupo. Las especies que diferencian los agregados característicos de los pisos mesomediterráneo y supramediterráneo se muestran en la tabla 6.3, de los pisos mesomediterráneo y oromediterráneo en la tabla 6.4, y de los pisos supramediterráneo y oromediterráneo en la tabla 6.5.

Especie	Abundancia media (M)	Abundancia media (S)	Disimilitud media	Contribución (%)	Acumulación (%)
<i>S. cultellata</i>	37.33	2.00	1.93	5.08	5.08
<i>P. pallida</i>	0.25	48.00	1.70	4.49	9.57
<i>M. domestica</i>	61.33	6.17	1.51	3.97	13.54

Tabla 6.3. Especies que diferencian los agregados de dípteros sarcosaprófagos típicos de los ecosistemas localizados en los pisos mesomediterráneo (M) y supramediterráneo (S).

Especie	Abundancia media (M)	Abundancia media (S)	Disimilitud media	Contribución (%)	Acumulación (%)
<i>H. gyrans</i>	8.25	30.83	1.39	3.67	17.21
<i>C. vomitoria</i>	11.42	117.00	1.39	3.67	20.88
<i>N. ruficeps</i>	47.58	26.33	1.30	3.42	24.30
<i>M. stabulans</i>	22.83	6.33	1.20	3.15	27.45
<i>M. levida</i>	106.08	635.17	1.18	3.10	30.55
<i>H. captiosa</i>	0.00	24.17	1.09	2.87	33.42
<i>P. nigrimana</i>	8.25	22.33	1.06	2.80	36.22
<i>P. luteovillosa</i>	4.42	0.00	1.02	2.70	38.92
<i>S. bistrigata</i>	18.42	11.33	1.00	2.64	41.55
<i>P. subventa</i>	0.67	7.17	0.94	2.49	44.05
<i>H. ignava</i>	12.00	31.17	0.92	2.43	46.47
<i>S. argyrostoma</i>	30.17	18.00	0.81	2.14	48.62
<i>S. flagripes</i>	7.08	1.67	0.80	2.10	50.72
<i>L. sericata</i>	35.25	11.83	0.80	2.10	52.82
<i>C. albiceps</i>	307.83	189.83	0.79	2.09	54.90
<i>L. caesar</i>	2.08	6.83	0.76	2.00	56.90
<i>S. latifrons</i>	11.67	18.00	0.75	1.96	58.87
<i>P. rudis</i>	4.25	4.00	0.74	1.96	60.82
<i>P. vagabunda</i>	2.58	6.17	0.73	1.91	62.74
<i>P. alceae</i>	6.08	0.33	0.72	1.90	64.64
<i>R. pernix</i>	3.17	0.17	0.72	1.90	66.54
<i>P. errans</i>	1.08	4.33	0.71	1.88	68.42
<i>M. prolapsa</i>	11.08	33.50	0.70	1.85	70.27
<i>S. africa</i>	1.42	3.17	0.67	1.76	72.02
<i>S. tuberip-erda</i>	8.75	0.17	0.64	1.69	73.71
<i>P. ponti</i>	4.67	1.50	0.64	1.68	75.40
<i>S. sterco-raria</i>	0.08	8.17	0.60	1.58	76.98
<i>H. dentipes</i>	0.50	2.67	0.59	1.57	78.55

Tabla 6.3. (Continuación) Especies que diferencian los agregados de dípteros sarcosaprófagos típicos de los ecosistemas localizados en los pisos mesomediterráneo (M) y supramediterráneo (S).

Especie	Abundancia media (M)	Abundancia media (S)	Disimilitud media	Contribución (%)	Acumulación (%)
<i>S. caerule-scens</i>	0.00	2.33	0.59	1.55	80.10
<i>P. lugubre</i>	0.83	2.50	0.57	1.51	81.60
<i>P. mediterranea</i>	3.08	5.67	0.57	1.51	83.11
<i>H. depuncta</i>	0.67	2.33	0.54	1.43	84.54
<i>S. nemorum</i>	9.08	12.00	0.53	1.40	85.94
<i>S. portschinskyi</i>	1.67	2.83	0.52	1.36	87.30
<i>S. lehmanni</i>	7.50	9.50	0.51	1.36	88.65
<i>S. tibialis</i>	1.83	0.17	0.49	1.30	89.95
<i>H. aenescens</i>	0.08	2.00	0.48	1.26	91.21

Tabla 6.3. (Continuación) Especies que diferencian los agregados de dípteros sarcosaprófagos típicos de los ecosistemas localizados en los pisos mesomediterráneo (M) y supramediterráneo (S).

Especie	Abundancia media (M)	Abundancia media (O)	Disimilitud media	Contribución (%)	Acumulación (%)
<i>C. albiceps</i>	307.83	3.67	3.79	6.79	6.79
<i>H. captiosa</i>	0.00	64.67	3.36	6.03	12.83
<i>P. nigrimana</i>	8.25	271.33	3.20	5.74	18.56
<i>M. domestica</i>	61.33	0.33	2.84	5.09	23.65
<i>S. cultellata</i>	37.33	0.33	2.75	4.94	28.60
<i>S. argyros-toma</i>	30.17	0.33	2.70	4.84	33.43
<i>L. sericata</i>	35.25	1.00	2.24	4.01	37.45
<i>S. sterco-raria</i>	0.08	9.33	1.93	3.47	40.92
<i>M. stabulans</i>	22.83	1.00	1.88	3.37	44.29
<i>P. vagabunda</i>	2.58	41.33	1.85	3.33	47.62
<i>H. ignava</i>	12.00	0.00	1.82	3.26	50.88
<i>S. latifrons</i>	11.67	0.33	1.81	3.25	54.13
<i>N. ruficeps</i>	47.58	5.33	1.65	2.96	57.09

Tabla 6.4. Especies que diferencian los agregados de dípteros sarcosaprófagos típicos de los ecosistemas localizados en los pisos mesomediterráneo (M) y oromediterráneo (O).

Especie	Abundancia media (M)	Abundancia media (O)	Disimilitud media	Contribución (%)	Acumulación (%)
<i>S. lehmanni</i>	7.50	0.00	1.60	2.87	59.97
<i>C. vomitoria</i>	11.42	59.67	1.49	2.67	62.64
<i>L. varipes</i>	0.00	13.67	1.35	2.42	65.06
<i>P. luteovillosa</i>	4.42	0.00	1.27	2.29	67.35
<i>S. bistrigata</i>	18.42	12.67	1.19	2.14	69.48
<i>H. gyrans</i>	8.25	0.00	1.06	1.89	71.38
<i>P. mediterranea</i>	3.08	0.00	1.05	1.88	73.26
<i>P. rudis</i>	4.25	3.00	1.03	1.84	75.10
<i>S. flagripes</i>	7.08	1.33	1.00	1.80	76.90
<i>P. alceae</i>	6.08	0.00	0.92	1.66	78.56
<i>S. nemorum</i>	9.08	18.67	0.84	1.51	80.07
<i>S. tuberiperda</i>	8.75	0.33	0.81	1.45	81.52
<i>S. fulgens</i>	0.00	1.67	0.70	1.26	82.78
<i>P. ponti</i>	4.67	0.00	0.68	1.22	84.00
<i>L. caesar</i>	2.08	1.67	0.66	1.19	85.19
<i>M. prolapsa</i>	11.08	4.67	0.66	1.19	86.38
<i>M. levida</i>	106.08	124.67	0.65	1.17	87.55
<i>R. pernix</i>	3.17	1.00	0.62	1.12	88.67
<i>S. tibialis</i>	1.83	0.33	0.60	1.07	89.74
<i>C. vicina</i>	119.17	101.67	0.53	0.95	90.69

Tabla 6.4. (Continuación) Especies que diferencian los agregados de dípteros sarcosaprófagos típicos de los ecosistemas localizados en los pisos mesomediterráneo (M) y oromediterráneo (O).

Especie	Abundancia media (S)	Abundancia media (O)	Disimilitud media	Contribución (%)	Acumulación (%)
<i>C. albiceps</i>	189.83	3.67	2.93	6.11	6.11
<i>H. ignava</i>	31.17	0.00	2.33	4.87	10.97
<i>H. captiosa</i>	24.17	64.67	2.21	4.60	15.57
<i>P. pallida</i>	48.00	0.67	1.95	4.06	19.64
<i>P. nigrimana</i>	22.33	271.33	1.89	3.95	23.58
<i>S. lehmanni</i>	9.50	0.00	1.84	3.85	27.43

Tabla 6.5. Especies que diferencian los agregados de dípteros sarcosaprófagos típicos de los ecosistemas localizados en los pisos supramediterráneo (S) y oromediterráneo (O).

Especie	Abundancia media (S)	Abundancia media (O)	Disimilitud media	Contribución (%)	Acumulación (%)
<i>S. argyrotoma</i>	18.00	0.33	1.83	3.81	31.24
<i>H. gyrans</i>	30.83	0.00	1.78	3.70	34.94
<i>P. vagabunda</i>	6.17	41.33	1.62	3.39	38.33
<i>S. stercorearia</i>	8.17	9.33	1.60	3.34	41.67
<i>S. latifrons</i>	18.00	0.33	1.51	3.15	44.83
<i>P. mediterranea</i>	5.67	0.00	1.47	3.07	47.90
<i>L. sericata</i>	11.83	1.00	1.43	2.98	50.88
<i>M. prolapsa</i>	33.50	4.67	1.29	2.69	53.57
<i>P. errans</i>	4.33	0.00	1.26	2.63	56.21
<i>M. levida</i>	635.17	124.67	1.19	2.48	58.69
<i>L. varipes</i>	1.00	13.67	1.17	2.43	61.12
<i>P. subventa</i>	7.17	0.33	1.16	2.42	63.54
<i>N. ruficeps</i>	26.33	5.33	1.12	2.33	65.86
<i>S. bistrigata</i>	11.33	12.67	1.10	2.29	68.15
<i>M. domestica</i>	6.17	0.33	1.09	2.28	70.44
<i>P. rudis</i>	4.00	3.00	1.01	2.11	72.54
<i>M. stabulans</i>	6.33	1.00	1.01	2.10	74.64
<i>H. dentipes</i>	2.67	0.00	0.86	1.80	76.44
<i>S. africa</i>	3.17	0.00	0.86	1.80	78.24
<i>S. nemorum</i>	12.00	18.67	0.83	1.74	79.98
<i>L. caesar</i>	6.83	1.67	0.79	1.65	81.63
<i>C. vomitoria</i>	117.00	59.67	0.72	1.50	83.13
<i>P. lugubre</i>	2.50	0.00	0.70	1.47	84.60
<i>S. caerule-scens</i>	2.33	0.00	0.70	1.45	86.05
<i>S. portschinskyi</i>	2.83	1.00	0.65	1.35	87.40
<i>H. aenescens</i>	2.00	0.33	0.61	1.28	88.68
<i>H. depuncta</i>	2.33	0.33	0.60	1.24	89.92
<i>S. fulgens</i>	0.83	1.67	0.59	1.24	91.16

Tabla 6.5. (Continuación) Especies que diferencian los agregados de dípteros sarcosaprófagos típicos de los ecosistemas localizados en los pisos supramediterráneo (S) y oromediterráneo (O).

Las mayores diferencias se encuentran, como ya había sido puesto de manifiesto con el cálculo del estadístico R (Tabla 6.1), al comparar el piso oromediterráneo con los otros dos pisos bioclimáticos considerados. En este sentido, resulta especialmente distintiva la especie *Chrysomya albiceps*, una de las especies más características de los agregados presentes en los pisos mesomediterráneo y supramediterráneo, pero prácticamente ausente en el piso oromediterráneo (Tablas 6.4 y 6.5). *Chrysomya albiceps* es una especie muy común y ampliamente extendida (GRASSBERGER *et al.*, 2003) y su marcada estacionalidad, asociada con las temperaturas más cálidas del año, la convierten en un indicador forense particularmente útil (GRASSBERGER *et al.*, 2003; SABANOĞLU *et al.*, 2010). Además, esa preferencia por las temperaturas más cálidas influye también en su distribución a una escala local, de modo que es una especie típicamente asociada con los hábitats situados a menor altura donde la temperatura media es superior, siendo menos abundante a alturas elevadas (BAZ *et al.*, 2007). Este hecho queda constatado con los presentes resultados, de modo que *C. albiceps* es la especie que mejor caracteriza los agregados de dípteros sarcosaprófagos de los pisos mesomediterráneo y supramediterráneo, frente a los agregados típicos de hábitats situados a alturas más elevadas (es decir, los pertenecientes al piso oromediterráneo). Un análisis ANOVA de la varianza refuerza esta afirmación, encontrándose diferencias altamente significativas entre las abundancias de la especie en los tres pisos bioclimáticos considerados ($F = 30.1$; $p = 0.000$). *Chrysomya albiceps* muestra una clara preferencia por las localidades situadas en los pisos mesomediterráneo y supramediterráneo (Figura 6.3).

Algo similar ocurre con tres de las especies de Sarcophagidae más abundantes del presente estudio, *Sarcophaga argyrostoma*, *Sarcophila latifrons* y *Sarcophaga lehmanni*, componentes fundamentales de las comunidades de insectos necrófagos de la región Mediterránea (TANTAWI *et al.*, 1996; MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 2000b; ROMERA *et al.*, 2003) y también especialmente abundantes en los pisos mesomediterráneo y supramediterráneo pero casi ausentes en el oromediterráneo (Tablas 6.4 y 6.5). Las tres especies son activas durante los periodos más cálidos del año (ver capítulo 5, apartado 5.3.4), por lo que una baja tolerancia a temperaturas más frías podría explicar su baja densidad en los ecosistemas oromediterráneos, distribuyéndose preferentemente en los hábitats localizados en los pisos mesomediterráneo y supramediterráneo (*S. argyrostoma*: $F = 25.13$;

$p = 0.000$; Figura 6.4; *S. latifrons*: $F = 7.16$; $p = 0.005$; Figura 6.5; *S. lehmanni*: $F = 13.98$; $p = 0.000$; Figura 6.6).

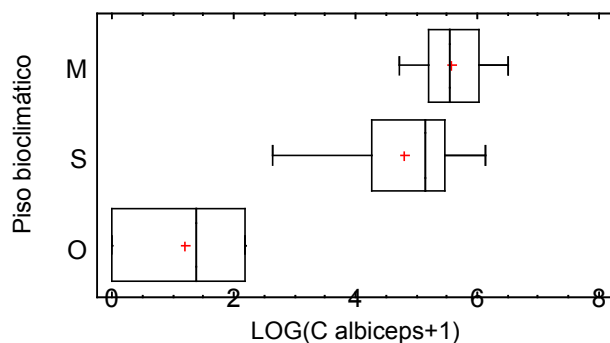


Figura 6.3. Distribución de la especie *Chrysomya albiceps* en los diferentes pisos bioclimáticos. M: piso mesomediterráneo, S: piso supramediterráneo, O: piso oromediterráneo. Los datos de captura de *C. albiceps* han sido transformados logarítmicamente para normalizar la distribución y corregir la dispersión de los datos (heterocedasticidad).

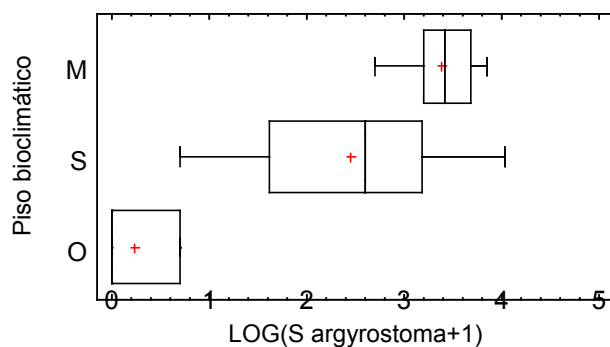


Figura 6.4. Distribución de la especie *Sarcophaga argyrostoma* en los diferentes pisos bioclimáticos. M: piso mesomediterráneo, S: piso supramediterráneo, O: piso oromediterráneo. Los datos de captura de *S. argyrostoma* han sido transformados logarítmicamente para normalizar la distribución y corregir la dispersión de los datos (heterocedasticidad).

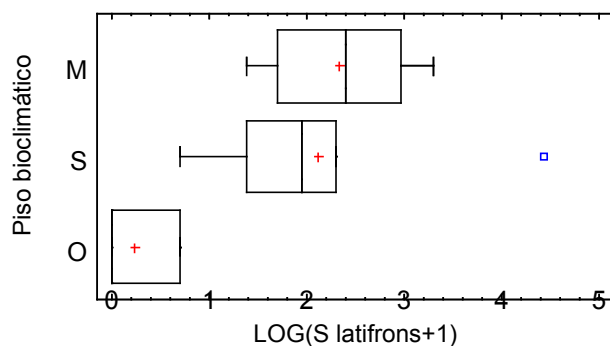


Figura 6.5. Distribución de la especie *Sarcophila latifrons* en los diferentes pisos bioclimáticos. M: piso mesomediterráneo, S: piso supramediterráneo, O: piso oromediterráneo. Los datos de captura de *S. latifrons* han sido transformados logarítmicamente para normalizar la distribución y corregir la dispersión de los datos (heterocedasticidad).

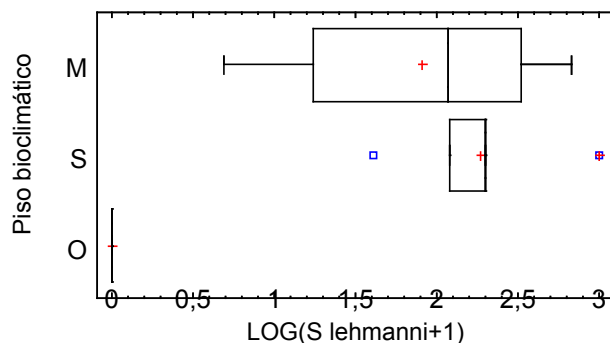


Figura 6.6. Distribución de la especie *Sarcophaga lehmanni* en los diferentes pisos bioclimáticos. M: piso mesomediterráneo, S: piso supramediterráneo, O: piso oromediterráneo. Los datos de captura de *S. lehmanni* han sido transformados logarítmicamente para normalizar la distribución y corregir la dispersión de los datos (heterocedasticidad).

Mientras que la abundancia de *C. albiceps* permite distinguir claramente el agregado de especies del piso oromediterráneo, donde está prácticamente ausente, del de los otros pisos bioclimáticos, donde

es una de las especies más características (Tablas 6.4 y 6.5), otras especies permiten también diferenciar el agregado de especies del piso oromediterráneo, en este caso por ser características de dicho piso y ser menos frecuentes en el resto. Estas especies son principalmente *Heleomyza captiosa* y *Prochyliza nigrimana*, y en menor medida *Pollenia vagabunda* y *Scathophaga stercoraria*. *Heleomyza captiosa* es una especie particularmente abundante en el piso oromediterráneo (Tabla 6.2), pero está ausente en el piso mesomediterráneo (Tabla 6.4) y es mucho menos abundante en el supramediterráneo (Tabla 6.5). Además, su fenología parece ser diferente en cada piso bioclimático, de modo que en el piso oromediterráneo su pico de máxima actividad se da en otoño mientras que en el piso supramediterráneo se da en invierno (ver capítulo 5, apartado 5.3.3). En cualquier caso, su preferencia por los hábitats situados en el piso oromediterráneo es altamente significativa ($F = 16.4$; $p = 0.000$) (Figura 6.7). Por otro lado, el piofilido *P. nigrimana* es la especie más representada en el agregado de especies del piso oromediterráneo (Tabla 6.2), y aunque está también presente en los otros dos pisos bioclimáticos, es mucho menos abundante (Tablas 6.4 y 6.5). Su preferencia por los hábitats situados en el piso oromediterráneo es también altamente significativa ($F = 17.81$; $p = 0.000$) (Figura 6.8). Hay que recordar, además, que *P. nigrimana* presenta diferente distribución según la estación del año, siendo más abundante en los hábitats situados a menor altura en primavera y al contrario en verano (MARTÍN-VEGA & BAZ, 2011). Esta distribución parece estar relacionada con la temperatura media de las diferentes localidades en la distinta época del año, así como con el polimorfismo estacional que presenta esta especie (ver capítulo 5, apartado 5.3.5) (MARTÍN-VEGA & BAZ, 2011). ZUSKA & LAŠTOVKA (1965) consideran que *P. nigrimana* es una especie sinantrópica, aunque en mucho menor grado que el piofilido *Piophilidae casei*. Sin embargo, en el centro de la Península Ibérica, *P. nigrimana* es muy poco frecuente en ambientes periurbanos, donde los piofilidos más abundantes son precisamente *P. casei* y *Piophilidae megastigmata*, que a su vez son raros en ecosistemas naturales (MARTÍN-VEGA *et al.*, 2011). Por tanto, la presencia de *P. nigrimana* en una comunidad de insectos sarcosaprófagos podría ser indicativa, en primer lugar, de un ambiente forestal, y en segundo lugar un número elevado de morfotipos claros (MARTÍN-VEGA & BAZ, 2011) podría ser característico de localidades situadas a alturas elevadas.

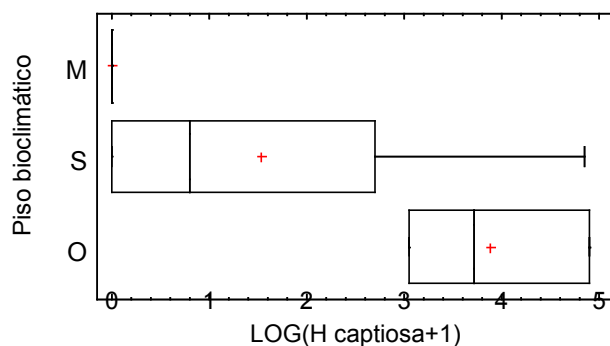


Figura 6.7. Distribución de la especie *Heleomyza captiosa* en los diferentes pisos bioclimáticos. M: piso mesomediterráneo, S: piso supramediterráneo, O: piso oromediterráneo. Los datos de captura de *H. captiosa* han sido transformados logarítmicamente para normalizar la distribución y corregir la dispersión de los datos (heterocedasticidad).

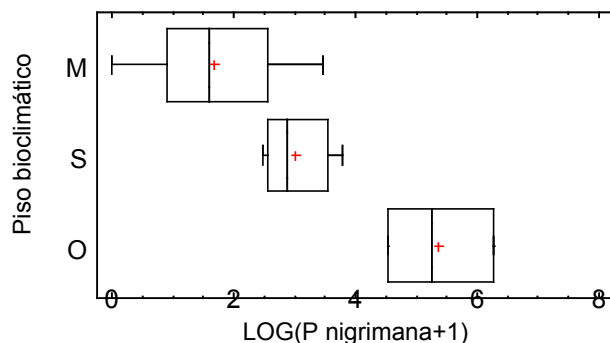


Figura 6.8. Distribución de la especie *Prochyliza nigrimana* en los diferentes pisos bioclimáticos. M: piso mesomediterráneo, S: piso supramediterráneo, O: piso oromediterráneo. Los datos de captura de *P. nigrimana* han sido transformados logarítmicamente para normalizar la distribución y corregir la dispersión de los datos (heterocedasticidad).

Por su parte, el califórido *P. vagabunda* es también más abundante en el piso oromediterráneo, aunque también fue capturado en los otros dos pisos bioclimáticos considerados. En cualquier caso,

su preferencia por los hábitats situados en el piso oromediterráneo es significativa ($F = 5.34$; $p = 0.015$) (Figura 6.9). Por último, la especie *S. stercoraria* muestra también una clara preferencia por los hábitats localizados en el piso oromediterráneo ($F = 9.57$; $p = 0.001$) (Figura 6.10). En ambos casos, se trata de especies no estrictamente necrófagas. Las especies del género *Pollenia* son fundamentalmente parásitas de oligoquetos terrestres, aunque por razones desconocidas algunas especies son frecuentemente atraídas por la carroña (MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 1998; BAZ *et al.*, 2007). No obstante, el elevado número de ejemplares de *P. vagabunda* asociados con el piso oromediterráneo fue mayoritariamente capturado en invierno (ver capítulo 5, apartado 5.3.1), por lo que cabe la posibilidad de que dichos individuos entrasen en la trampa buscando un refugio, de acuerdo con el comportamiento invernal de este grupo de especies (ROGNES, 1992b), antes que atraídos por la carroña. En tal caso, serían necesarios más estudios para poder determinar con seguridad si *P. vagabunda* es realmente una especie útil para diferenciar el agregado de especies típico de los ecosistemas localizados en el piso oromediterráneo. En el caso de *S. stercoraria*, sin embargo, sí se ha documentado la capacidad de las larvas de desarrollarse sobre carroña (HANSKI Y KUUSELA, 1980), aunque el sustrato preferente de la especie son las heces de ganado (PORTILLO RUBIO, 1978). Por tanto, la presencia de *S. stercoraria* en el agregado de especies de dípteros sarcosaprófagos puede utilizarse como indicadora de la presencia de ganado en la zona, algo que efectivamente caracteriza las localidades muestreadas en el piso oromediterráneo en el presente estudio.

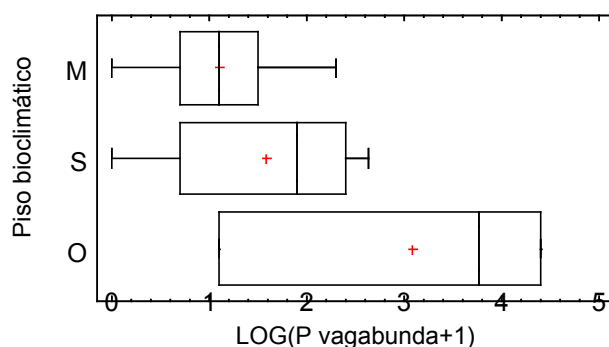


Figura 6.9. Distribución de la especie *Pollenia vagabunda* en los diferentes pisos bioclimáticos. (Continúa en página siguiente).

Figura 6.9. (Viene de página anterior) Distribución de la especie *Pollenia vagabunda* en los diferentes pisos bioclimáticos. M: piso mesomediterráneo, S: piso supramediterráneo, O: piso oromediterráneo. Los datos de captura de *P. vagabunda* han sido transformados logarítmicamente para normalizar la distribución y corregir la dispersión de los datos (heterocedasticidad).

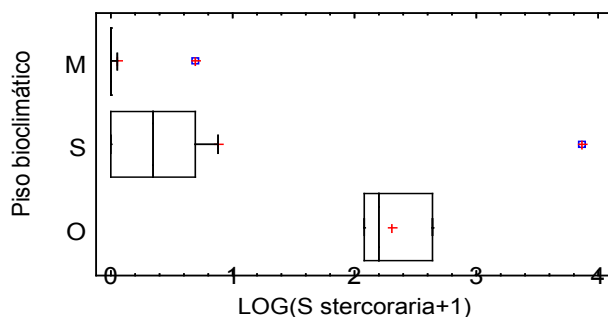


Figura 6.10. Distribución de la especie *Scathophaga stercoraria* en los diferentes pisos bioclimáticos. M: piso mesomediterráneo, S: piso supramediterráneo, O: piso oromediterráneo. Los datos de captura de *S. stercoraria* han sido transformados logarítmicamente para normalizar la distribución y corregir la dispersión de los datos (heterocedasticidad).

Respecto al piso mesomediterráneo, son dos las especies que parecen diferenciar clara y principalmente los agregados de especies típicos de sus hábitats de los localizados en los pisos supramediterráneo y oromediterráneo: el múscido *Musca domestica* y el sarcófago *Sarcophaga cultellata* son claramente más abundantes en los ecosistemas mesomediterráneos (Tablas 6.3 y 6.4). *Musca domestica* es una especie asociada con climas y estaciones cálidas (ARNALDOS *et al.*, 2005; ver capítulo 5, apartado 5.3.2) y completamente sinantrópica (BARIN *et al.*, 2010), lo que explica su distribución preferente en los ecosistemas del piso mesomediterráneo ($F = 13.85$; $p = 0.000$) (Figura 6.11), el piso de mayor extensión en la Comunidad de Madrid y donde precisamente se concentra en su mayor parte la actividad humana (RIVAS-MARTÍNEZ, 1982). Por otro lado, *S. cultellata* también es una especie asociada con la estación cálida (ver capítulo 5, apartado 5.3.4), y su preferencia por este tipo de clima puede explicar su relación significativa con los ecosistemas localizados en el piso mesomediterráneo ($F = 39$; $p = 0.000$) (Figura 6.12), frente a las localidades situadas en los pisos supramediterráneo y oromediterráneo,

donde las temperaturas medias son inferiores durante todo el año (ver capítulo 2). *Musca domestica* es una especie de interés médico-legal en muchas partes del mundo por su frecuente asociación con cadáveres humanos (SIRIWATTANARUNGSEE *et al.*, 2005), y *S. cultellata* ha sido también recogida sobre este tipo de restos (VELÁSQUEZ *et al.*, 2010), por lo que la existencia de preferencias de hábitat por parte de estas especies podría ser de gran utilidad en estudios forenses.

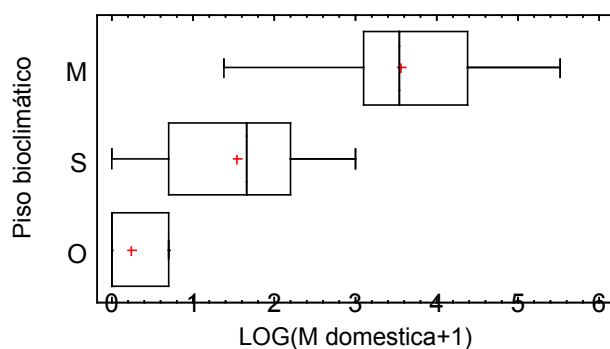


Figura 6.11. Distribución de la especie *Musca domestica* en los diferentes pisos bioclimáticos. M: piso mesomediterráneo, S: piso supramediterráneo, O: piso oromediterráneo. Los datos de captura de *M. domestica* han sido transformados logarítmicamente para normalizar la distribución y corregir la dispersión de los datos (heterocedasticidad).

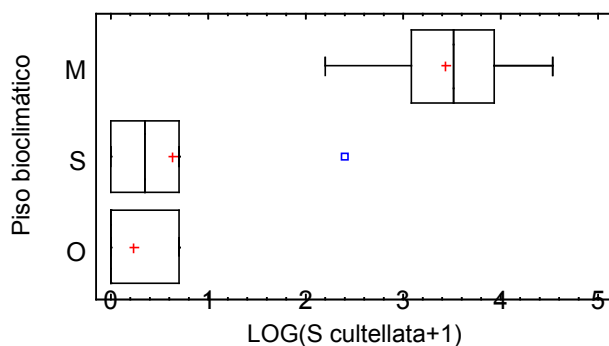


Figura 6.12. Distribución de la especie *Sarcophaga cultellata* en los diferentes pisos bioclimáticos. M: piso mesomediterráneo, S: piso supramediterráneo, O: piso oromediterráneo. Los datos de captura de *S. cultellata* han sido transformados logarítmicamente para normalizar la distribución y corregir la dispersión de los datos (heterocedasticidad).

Por último, el piso supramediterráneo presenta una composición típica de especies con rasgos comunes a las del piso mesomediterráneo y oromediterráneo (Tabla 6.2), siendo abundantes tanto especies características de altitudes bajas (por ejemplo, el califórido *C. albiceps*) como de altitudes elevadas (por ejemplo, el piofílido *P. nigrimana*). A pesar de ello, es posible diferenciar el agregado de especies supramediterráneo del de los otros dos pisos considerados a partir de las diferentes abundancias de estas especies, y además pueden distinguirse concretamente dos especies abundantes que han sido capturadas mayoritariamente en dicho piso bioclimático: *Phaonia pallida* y *Herina gyrans* (Tablas 6.3 y 6.5). Las larvas del músido *P. pallida* se desarrollan básicamente sobre hongos y materia vegetal en descomposición (GREGOR *et al.*; 2002), aunque los adultos pueden llegar a ser capturados en números muy elevados utilizando carroña como cebo (HWANG & TURNER, 2005). La preferencia claramente significativa por los hábitats localizados en el piso supramediterráneo que muestra la especie en este estudio ($F = 8.21$; $p = 0.002$) (Figura 6.13) indica que esta especie debería ser tenida muy en cuenta a la hora de caracterizar las comunidades de insectos sarcosaprófagos en los ecosistemas naturales del centro peninsular. Por otro lado, apenas existe información sobre la biología de la especie *H. gyrans*, y a pesar de que parece ser una especie claramente dis-

tintiva del agregado típico del piso supramediterráneo frente a los de los otros dos pisos bioclimáticos considerados (Tablas 6.3 y 6.5), no se han encontrado diferencias significativas entre sus abundancias en los diferentes pisos muestreados ($F = 2.07$; $p = 0.154$) (Figura 6.14).

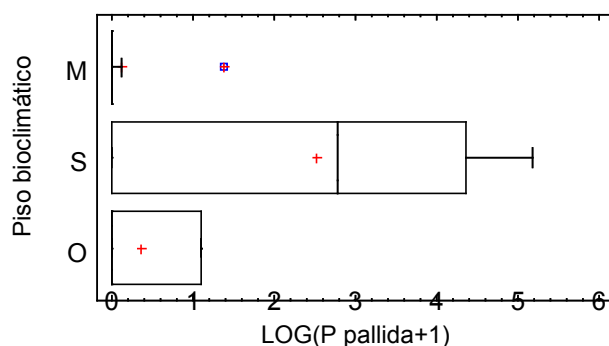


Figura 6.13. Distribución de la especie *Phaonia pallida* en los diferentes pisos bioclimáticos. M: piso mesomediterráneo, S: piso supramediterráneo, O: piso oromediterráneo. Los datos de captura de *P. pallida* han sido transformados logarítmicamente para normalizar la distribución y corregir la dispersión de los datos (heterocedasticidad).

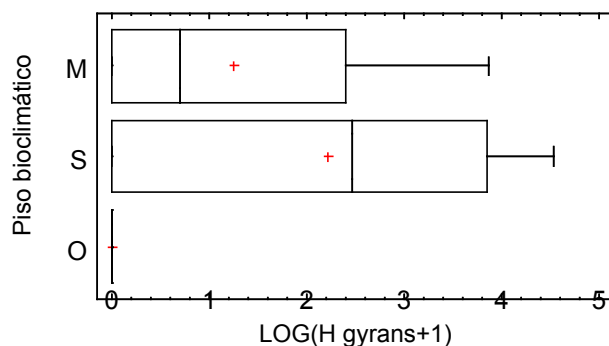


Figura 6.14. Distribución de la especie *Herina gyrans* en los diferentes pisos bioclimáticos. M: piso mesomediterráneo, S: piso supramediterráneo, O: piso oromediterráneo. Los datos de captura de *H. gyrans* han sido transformados logarítmicamente para normalizar la distribución y corregir la dispersión de los datos (heterocedasticidad).

¿Y qué ocurre con aquellas especies muy abundantes en las capturas y que son comunes en los tres pisos bioclimáticos? Podría pensarse que dichas especies no son útiles a la hora de intentar discriminar entre el agregado de especies típico de un piso bioclimático y otro, pero en realidad esta idea no es cierta. Sin ir más lejos, el mÚscido *Muscina levida*, que fue la especie más numerosa en las capturas de este estudio (ver capítulo 3), es una de las especies más características de los tres pisos bioclimáticos considerados (Tabla 6.2), pero sin embargo es significativamente más abundante en los hábitats localizados en el piso supramediterráneo ($F = 7.85$; $p = 0.003$) (Figura 6.15), por lo que su abundancia relativa podría servir para diferenciar los agregados de especies de los distintos pisos bioclimáticos (Tablas 6.3 y 6.5). Las otras dos especies del género *Muscina* capturadas en el presente estudio también muestran diferencias significativas en su distribución en los diferentes pisos bioclimáticos. *Muscina stabulans* parece presentar una distribución más homogénea, con una preferencia ligeramente significativa por los hábitats localizados en el piso mesomediterráneo ($F = 3.73$; $p = 0.044$) (Figura 6.16), mientras que *M. prolapsa* es significativamente más abundante en los pisos mesomediterráneo y supramediterráneo ($F = 8.11$; $P = 0.003$) (Figura 6.17), lo que pone de manifiesto una vez más la singularidad de los hábitats localizados en el piso oromediterráneo. Otra de las especies de mÚscido más abundantes en el presente estudio, *Hydrotaea ignava*, presenta también una preferencia significativa por los hábitats localizados en los pisos mesomediterráneo y supramediterráneo ($F = 9.34$; $p = 0.001$) (Figura 6.18), y parece ser una especie Útil para diferenciar los agregados típicos del piso supramediterráneo de los del oromediterráneo (Tabla 6.5). Hay que recordar que las otras dos especies de mÚscidos más abundantes en las capturas, *M. domestica* y *P. pallida*, mostraban una clara preferencia por los pisos mesomediterráneo y supramediterráneo, respectivamente (Figuras 6.11 y 6.13), con lo que parece que la familia Muscidae, componente fundamental de las comunidades de insectos sarcosaprófagos en general, y en los ecosistemas mediterráneos en particular (MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 2000a), tienen una importancia menor en los ecosistemas oromediterráneos.

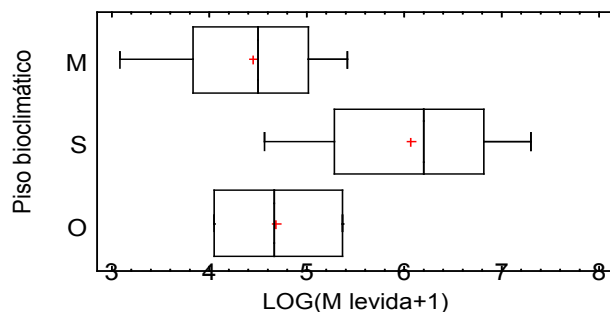


Figura 6.15. Distribución de la especie *Muscina levida* en los diferentes pisos bioclimáticos. M: piso mesomediterráneo, S: piso supramediterráneo, O: piso oromediterráneo. Los datos de captura de *M. levida* han sido transformados logarítmicamente para normalizar la distribución y corregir la dispersión de los datos (heterocedasticidad).

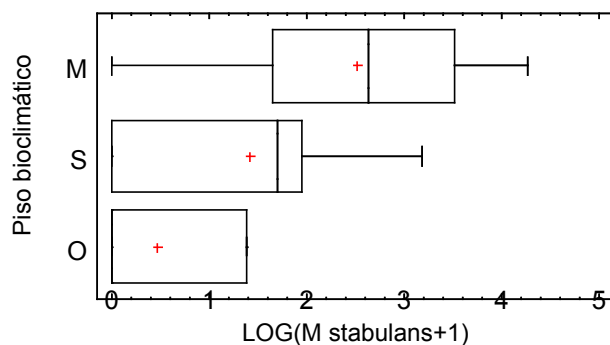


Figura 6.16. Distribución de la especie *Muscina stabulans* en los diferentes pisos bioclimáticos. M: piso mesomediterráneo, S: piso supramediterráneo, O: piso oromediterráneo. Los datos de captura de *M. stabulans* han sido transformados logarítmicamente para normalizar la distribución y corregir la dispersión de los datos (heterocedasticidad).

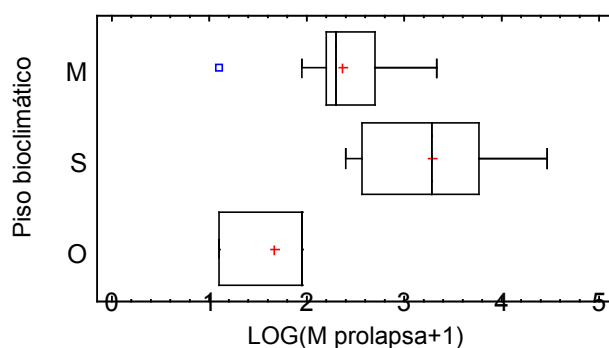


Figura 6.17. Distribución de la especie *Muscina prolapsa* en los diferentes pisos bioclimáticos. M: piso mesomediterráneo, S: piso supramediterráneo, O: piso oromediterráneo. Los datos de captura de *M. prolapsa* han sido transformados logarítmicamente para normalizar la distribución y corregir la dispersión de los datos (heterocedasticidad).

Por otro lado, las especies más abundantes de califóridos (con excepción de *C. albiceps* y *P. vagabunda*, cuyos patrones de distribución ya han sido comentados antes) también presentan algunas características interesantes que confirman la existencia de una distribución a lo largo de un gradiente de altitud (BAZ *et al.*, 2007). Así, los ecosistemas localizados a menor altitud parecen estar definidos fundamentalmente por dos especies termófilas: *C. albiceps* y *Lucilia sericata* (BAZ *et al.*, 2007). En el presente estudio, *C. albiceps* es la especie de Calliphoridae más abundante, y presenta una clara preferencia por los ecosistemas mesomediterráneos y supramediterráneos (Figura 6.3). Lo mismo ocurre con la especie *L. sericata* ($F = 12.42$; $p = 0.000$) (Figura 6.18). Como se ilustró en el capítulo 5 (apartado 5.3.1), ambas especies mantienen una intensa relación de competencia, lo que parece ser responsable del patrón fenológico de *L. sericata* (MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 2000a; BAZ *et al.*, 2007). En contraste, las especies *Calliphora vicina* y *Calliphora vomitoria* son consideradas termofóbicas, por lo que en los periodos más cálidos del año se distribuyen preferentemente en aquellas localidades situadas a mayor altura (BAZ *et al.*, 2007). Sin embargo, mientras que *C. vomitoria* presenta una preferencia significativa por los ecosistemas supramediterráneos y oromediterráneos ($F = 16.28$; $p = 0.000$) (Figura 6.19) y, por tanto, por aquellas localidades donde las temperaturas son más frías

y que además están más alejadas de la actividad humana, *C. vicina* no presenta diferencias significativas entre su distribución en los tres pisos bioclimáticos considerados ($F = 0.09$; $p = 0.912$) (Figura 6.20). En el piso mesomediterráneo, donde las temperaturas son más cálidas, *C. vicina* es más abundante en otoño y primavera, pero está prácticamente ausente en verano, coincidiendo con las temperaturas más elevadas (ver capítulo 5, apartado 5.3.1). Esta estrategia le permite a *C. vicina* alcanzar grandes densidades de población en los ecosistemas mesomediterráneos, mucho más cercanos a la actividad humana, lo que indica la sinantropía de esta especie (NUORTEVA, 1963; BAZ *et al.*, 2007). Dada la importancia de las especies de Calliphoridae en las comunidades de insectos necrófagos y, por extensión, en la aplicación de la entomología médico-legal (ver por ejemplo GONZÁLEZ MORA *et al.*, 1990; TURNER, 1991; GRASSBERGER *et al.*, 2003), todas estas preferencias de hábitat pueden ser de gran interés en la resolución de casos forenses, permitiendo distinguir una localidad de otra a partir de la composición de especies presente.

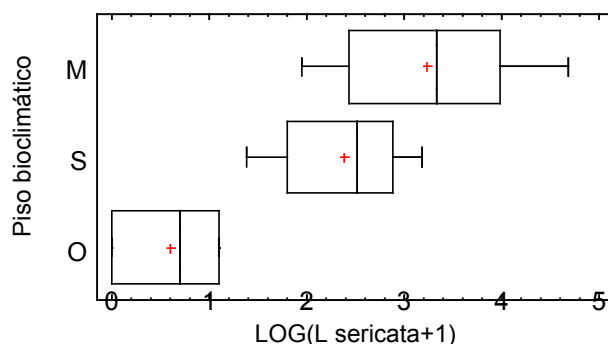


Figura 6.18. Distribución de la especie *Lucilia sericata* en los diferentes pisos bioclimáticos. M: piso mesomediterráneo, S: piso supramediterráneo, O: piso oromediterráneo. Los datos de captura de *L. sericata* han sido transformados logarítmicamente para normalizar la distribución y corregir la dispersión de los datos (heterocedasticidad).

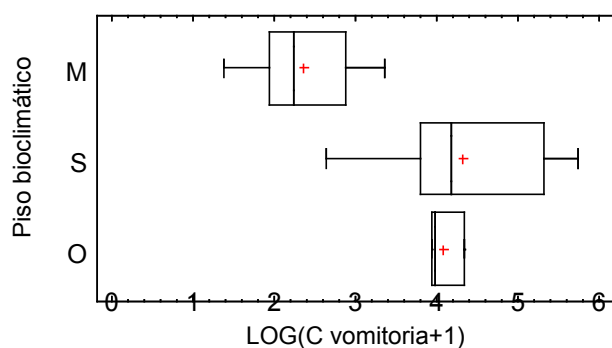


Figura 6.19. Distribución de la especie *Calliphora vomitoria* en los diferentes pisos bioclimáticos. M: piso mesomediterráneo, S: piso supramediterráneo, O: piso oromediterráneo. Los datos de captura de *C. vomitoria* han sido transformados logarítmicamente para normalizar la distribución y corregir la dispersión de los datos (heterocedasticidad).

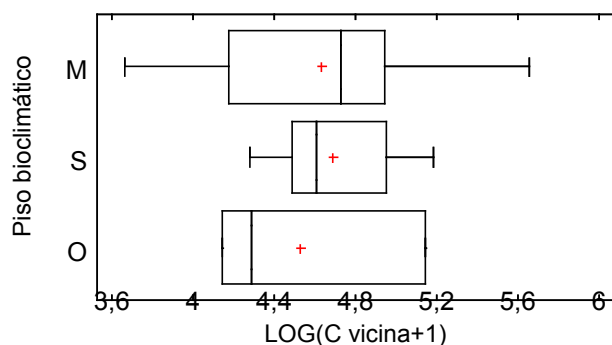


Figura 6.20. Distribución de la especie *Calliphora vicina* en los diferentes pisos bioclimáticos. M: piso mesomediterráneo, S: piso supramediterráneo, O: piso oromediterráneo. Los datos de captura de *C. vicina* han sido transformados logarítmicamente para normalizar la distribución y corregir la dispersión de los datos (heterocedasticidad).

Por último, las especies de Heleomyzidae han demostrado ser parte fundamental de los agregados de dípteros sarcosaprófagos en los ecosistemas naturales del centro peninsular (ver capítulo 3), pero

con excepción de *H. captiosa* (Figura 6.7) el resto de especies con más de cien ejemplares capturados no muestran ninguna preferencia significativa por alguno de los tres pisos bioclimáticos considerados (Figura 6.21), aunque en algunos casos sí que existen diferencias en los patrones estacionales mostrados en cada uno de los pisos (ver capítulo 5, apartado 5.3.3). Por tanto, la presencia constante de estas especies en los agregados de dípteros sarcosaprófagos en todos los pisos bioclimáticos, pero con diferentes picos de actividad anual dependiendo del hábitat estudiado, es una información a tener en cuenta a la hora de caracterizar dichos agregados de especies.

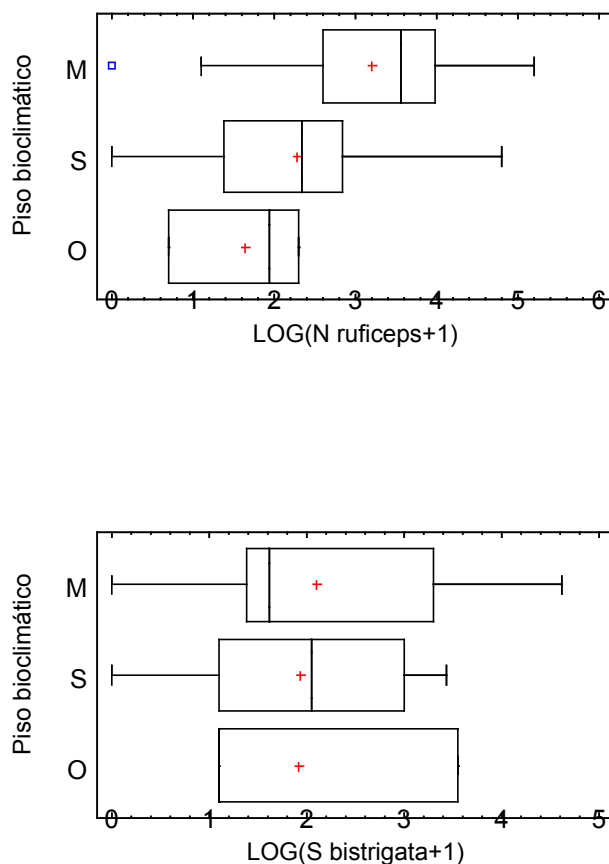


Figura 6.21. Distribución de las especies de Heleomyzidae *Neoleria ruficeps*, *Suillia bistrigata*, *Suillia nemorum* y *Suillia tuberiperda* en los diferentes pisos bioclimáticos. (Continúa en la página siguiente).

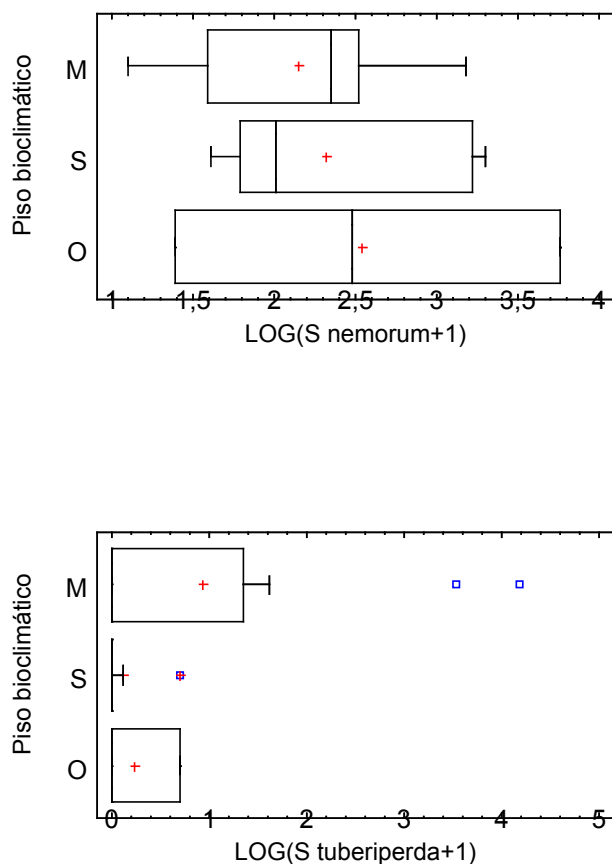


Figura 6.21. (Continuación) Distribución de las especies de Heleomyzidae *Neoleiria ruficeps*, *Suillia bistrigata*, *Suillia nemorum* y *Suillia tuberiperda* en los diferentes pisos bioclimáticos. M: piso mesomediterráneo, S: piso supramediterráneo, O: piso oromediterráneo. Los datos de captura de estas especies han sido transformados logarítmicamente para normalizar la distribución y corregir la dispersión de los datos (heterocedasticidad).

Llama la atención la elevada cantidad de especies que componen los agregados típicos de especies de dípteros sarcosaprófagos en cada uno de los pisos bioclimáticos del centro peninsular (Tabla 6.2), algo que podría parecer contradictorio con el hecho de que la carroña es un recurso efímero y limitado, que potencia por tanto una fuerte competencia por el aprovechamiento de dicho recurso (ATKINSON & SHORROCKS, 1981; SHORROCKS, 1991). Dicha competencia es en oca-

siones severa, y muy evidente, en las comunidades naturales, donde con frecuencia los cadáveres de pequeños animales albergan tal cantidad de larvas de dípteros que muy pocas de ellas son capaces de alcanzar el estado de pupa (KOUKI & HANSKI, 1995). Se ha propuesto que diferentes estrategias, como una segregación estacional y temporal de las especies (HANSKI, 1987; MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 2007) o el aprovechamiento de diferentes partes y tejidos del cadáver (BRAACK, 1987), podrían permitir la existencia de varias especies explotando la carroña. De hecho, la segregación temporal de las especies, con el consecuente aprovechamiento del cadáver en diferentes fases de descomposición, conlleva la existencia de una sucesión de especies de insectos a lo largo del proceso de descomposición de la carroña, lo que a su vez supone la base de la entomología médico-legal y de su más importante aplicación, el cálculo del intervalo post-mortem (MÉGNIN, 1894). Sin embargo, es un hecho que existen agregados de especies de dípteros sarcosaprófagos (MACLEOD, 1956; MACLEOD & DONNELLY, 1962) que coexisten y explotan simultáneamente un mismo recurso: la carroña. Pero, ¿cómo es posible que haya tantas especies de dípteros que puedan explotar típica o eventualmente un mismo recurso durante el mismo periodo de tiempo? IVES (1988) mostró matemáticamente que la agregación de especies e individuos puede actuar como un mecanismo que permite la coexistencia de distintas especies mediante cambios en la intensidad de la competencia interespecífica e intraespecífica. En concreto, la coexistencia de diferentes especies se ve favorecida si la agregación entre individuos de una misma especie es mayor que la agregación entre diferentes especies (IVES & MAY, 1985; IVES, 1988; KOUKI & HANSKI, 1995). De ese modo, la competencia interespecífica disminuye en relación con la competencia intraespecífica. Las diferentes especies tienden a agregarse en diferentes partes de un cadáver, por lo que en un cadáver las distintas masas larvarias encontradas son principalmente de individuos de la misma especie, promoviendo así la coexistencia y explicando el elevado número de especies que componen las comunidades de dípteros sarcosaprófagos (IVES, 1991).

En cualquier caso, la existencia de diferencias en los patrones fenológicos de muchas especies dípteros sarcosaprófagos es incuestionable (ver capítulo 5; apartado 5.3), y facilita enormemente su coexistencia (HANSKI, 1987), como ya se ha comentado en múltiples ocasiones. Por tanto, caracterizar los agregados de especies en cada una de las estaciones del año puede dar una visión diferente y más

completa de la composición real de dichos agregados.

6.2 – VARIACIÓN ESPACIO-TEMPORAL DE LOS AGREGADOS DE ESPECIES DE DÍPTEROS SARCOSAPRÓFAGOS

Las relaciones especies-hábitat de los dípteros sarcosaprófagos, así como las características de sus agregados y comunidades, varían geográficamente y según el tipo de hábitat considerado (HWANG & TURNER, 2005), tal y como ha sido puesto de manifiesto en el anterior apartado. Pero además, la composición y estructura de dichas comunidades varía en las diferentes estaciones del año (HANSKI & KUUSELA, 1980; ARCHER, 2003; VOSS *et al.*, 2009), por lo que es imprescindible conocer y caracterizar las variaciones anuales de dichos agregados de especies. Para abordar el estudio de dichas variaciones se repitió el mismo procedimiento descrito en el apartado anterior con el objetivo de caracterizar y agrupar los agregados de especies en función del hábitat, pero en este caso se analizaron por separado las capturas realizadas en cada una de las cuatro estaciones del año.

6.2.1 – Verano

Las diferencias y similitudes entre los agregados de especies de las localidades muestreadas durante los meses de verano se analizaron visualmente mediante un análisis de agrupamiento o *cluster* (Figura 6.22) y un gráfico de ordenación nMDS (*non-metric multidimensional scaling*) (Figura 6.23), basados ambos en la matriz de similitud de Bray-Curtis (BRAY & CURTIS, 1957; CLARKE *et al.*, 2006), y transformando los datos logarítmicamente ($\log [x+1]$), tal y como se explicó en el apartado 6.1.

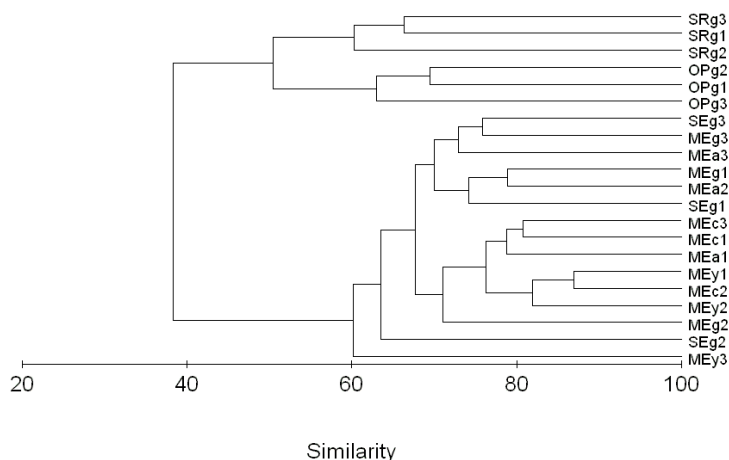


Figura 6.22. Análisis de agrupamiento (*cluster*) de las 21 localidades estudiadas a partir de las capturas obtenidas durante la estación de verano, considerando como tal los meses de junio, julio y agosto de 2006.

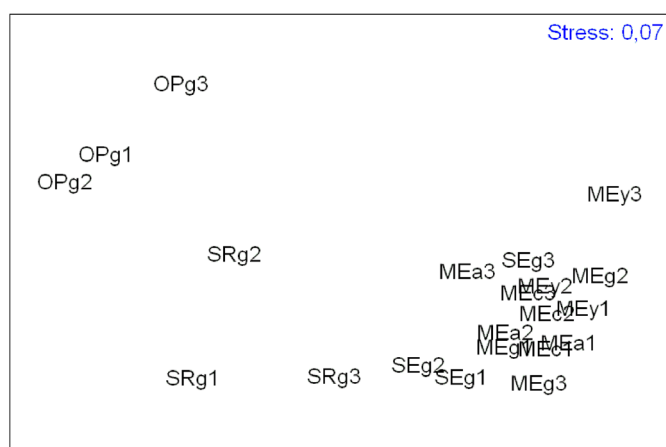


Figura 6.23. Gráfico de ordenación nMDS (*non-metric multi-dimensional scaling*) de las 21 localidades estudiadas a partir de las capturas obtenidas durante la estación de verano, considerando como tal los meses de junio, julio y agosto de 2006.

Al igual que ocurría al analizar los agregados de especies considerando en conjunto las capturas del año completo de estudio (Figuras 6.1 y 6.2), en verano parecen diferenciarse tres grandes tipos de comunidades de dípteros sarcosaprófagos. El bloque más claro lo conforman los agregados de las localidades situadas en el piso oro-

mediterráneo (Figuras 6.22 y 6.23). Por el contrario, las localidades pertenecientes al piso supramediterráneo parecen diferenciarse a su vez en dos grupos: uno estaría formado por los agregados típicos de los robledales supramediterráneos (localidades SRg1, SRg2 y SRg3), mientras que los encinares supramediterráneos (localidades SEg1, SEg2 y SEg3) parecen formar otro grupo compacto junto con el conjunto de encinares mesomediterráneos (Figura 6.22). Los agregados de especies de los encinares supramediterráneos ya habían demostrado ser bastante similares en composición a los encinares mesomediterráneos (Figura 6.1 y 6.2). La ordenación nMDS muestra un valor de estrés de 0.07 (Figura 6.23), lo que indica que dicha ordenación es fiable. Por otro lado, los valores del estadístico R obtenidos mediante un análisis ANOSIM (ver apartado 6.1) son mayores de 0.75 para la comparación entre los agregados de especies de los hábitats oromediterráneos y los del resto de pisos bioclimáticos (Tabla 6.6), lo que indica nuevamente que las comunidades de dípteros sarcosaprófagos de los ecosistemas oromediterráneos conforman un grupo claramente diferenciado. En el caso de la comparación entre los agregados de los hábitats mesomediterráneos y supramediterráneos, el valor del estadístico R es de 0.557 (Tabla 6.6), lo que indica que son dos grupos diferenciados pero cuyas composiciones de especies solapan en algunos puntos (CLARKE & GORLEY, 2001).

Grupos	Estadístico R	Nivel de significación (%)
Mesomed. – Supramed.	0.557	0.2
Mesomed. – Oromed.	1	0.2
Supramed. – Oromed.	0.772	1.2

Tabla 6.6. Valores del estadístico R y niveles de significación (representados como porcentaje) para cada una de las comparaciones posibles entre los agregados de especies característicos de verano (considerando como tal los meses de junio, julio y agosto de 2006) de los tres pisos bioclimáticos.

Las especies más características de los agregados típicos de cada uno de los pisos bioclimáticos en la estación de verano fueron señaladas mediante un análisis SIMPER (ver apartado 6.1) (Tabla 6.7). Como puede observarse, la composición es a grandes rasgos similar a la obtenida en el análisis de los ecosistemas durante el año completo (Tabla 6.2), lo que no es de extrañar, puesto que es precisamente en verano cuando las condiciones climáticas son óptimas y se observa una mayor explosión demográfica y una mayor riqueza de especies (ver capítulo 5). De este modo, la especie más caracte-

rística de los ecosistemas mesomediterráneos durante el verano es *C. albiceps*, de los ecosistemas supramediterráneos *M. levida*, y de los ecosistemas oromediterráneos *P. nigrimana* (Tabla 6.7), lo que coincide con las especies más características para cada piso considerando todas las estaciones en conjunto (Tabla 6.2). *Chrysomya albiceps* se perfila definitivamente como una de las especies más importantes en las comunidades de insectos sarcosaprófagos en los climas y estaciones más cálidos (ver capítulo 5, apartado 5.3.1), lo que explica su imparable expansión hacia regiones más frías en los últimos años, en relación con los fenómenos de calentamiento global (VANIN *et al.*, 2009). Por su parte, *Muscina stabulans* parece ser componente fundamental de las comunidades de insectos sarcosaprófagos en los ecosistemas forestales supramediterráneos, más alejados de la actividad humana, en concordancia con lo propuesto por GREGOR *et al.* (2002). Por último, el piofilido *Prochyliza nigrimana* parece ser la especie de díptero sarcosaprófago más importante en los hábitats oromediterráneos, por delante de otras especies de familias en principio más abundantes en este tipo de comunidades, como Calliphoridae o Muscidae, lo que pone de manifiesto la singularidad de los ecosistemas de dicho piso bioclimático. Como el resto de especies de Piophilidae, *P. nigrimana* parece ser una especie poco tolerante al calor, siendo claramente más abundante en verano en aquellos ecosistemas localizados a mayor altura, donde las condiciones climáticas no son excesivamente cálidas (MARTÍN-VEGA & BAZ, 2011). Otro piofilido, la especie *Liopiophila varipes*, parece ser otro componente destacado de los agregados típicos oromediterráneos (Tabla 6.7), pero no tiene representación en el piso mesomediterráneo (Tabla 6.9) y apenas lo está en el supramediterráneo, lo que indica nuevamente la poca tolerancia por las temperaturas excesivamente cálidas que presentan las especies de esta familia.

El resto de especies que caracterizan los agregados típicos de cada piso bioclimático en verano (Tabla 6.7) corresponden en realidad a muchas de las especies más abundantes de todo el estudio (ver capítulo 3). Es una prueba más de cómo la estación más cálida del año ofrece las condiciones más favorables para la presencia de un mayor número de especies y de individuos asociados a la carroña. Hay que destacar, eso sí, la poca representación de las especies *Calliphora vicina* y *Calliphora vomitoria* (Tabla 6.7), que no en vano son dos de las especies más importantes en las comunidades de insectos sarcosaprófagos en varias regiones biogeográficas (BYRD & CASTNER,

2001). Ambas especies son sin embargo termofóbicas, por lo que en verano son significativamente más abundantes en localidades situadas a mayor altura, donde las temperaturas no son tan elevadas (BAZ *et al.*, 2007) (Tabla 6.7), al igual que se había apuntado en el caso de la especie *P. nigrimana* (MARTÍN-VEGA & BAZ, 2011). En cualquier caso, *C. vicina* y *C. vomitoria* presentan sus picos de actividad en primavera y otoño y en primavera, respectivamente, evitando así la época más cálida del año (ver capítulo 5, apartado 5.3.1).

Piso bio-climático	Especie	Abundancia media	Similitud media	Contribución (%)	Acumulación (%)
Mesomed.					
	<i>C. albiceps</i>	260.92	13.52	19.27	19.27
	<i>M. levida</i>	67.33	8.66	12.34	31.61
	<i>S. argyrostoma</i>	23.75	7.62	10.86	42.46
	<i>M. domestica</i>	37.00	6.61	9.43	51.89
	<i>S. cultellata</i>	19.33	6.21	8.85	60.75
	<i>S. latifrons</i>	10.50	4.18	5.96	66.70
	<i>H. ignava</i>	10.08	3.83	5.46	72.17
	<i>M. stabulans</i>	17.75	3.68	5.24	77.41
	<i>S. lehmanni</i>	5.17	3.45	4.91	82.32
	<i>M. prolapsa</i>	5.67	3.18	4.53	86.85
	<i>L. sericata</i>	7.42	3.06	4.36	91.21
Supramed.					
	<i>M. levida</i>	588.17	11.15	19.36	19.36
	<i>C. albiceps</i>	130.33	8.79	15.26	34.62
	<i>M. prolapsa</i>	26.83	4.80	8.34	42.96
	<i>H. ignava</i>	29.00	4.42	7.67	50.63
	<i>S. argyrostoma</i>	14.93	3.85	6.68	57.31
	<i>C. vicina</i>	18.83	3.55	6.16	63.48
	<i>L. sericata</i>	5.33	3.00	5.21	68.69
	<i>S. latifrons</i>	17.00	2.75	4.77	73.45
	<i>S. lehmanni</i>	4.67	2.34	4.07	77.52

Tabla 6.7. Especies que contribuyen en mayor número a formar el agregado de dípteros sarcosaprófagos típico de verano (considerando como tal los meses de junio, julio y agosto de 2006) de cada piso bioclimático. Mesomed.: Mesomediterráneo, Supramed.: Supramediterráneo, Oromed.: Oromediterráneo.

Piso biocli- mático	Especie	Abundan- cia media	Similitud media	Contribu- ción (%)	Acumu- lación (%)
Supramed.	<i>H. gyrans</i>	24.50	2.11	3.66	81.18
	<i>C. vomitoria</i>	32.83	1.76	3.06	84.25
	<i>P. nigrimana</i>	9.50	1.41	2.45	86.70
	<i>M. stabulans</i>	5.83	1.38	2.40	89.10
	<i>P. pallida</i>	26.67	1.24	2.15	91.25
Oromed.	<i>P. nigrimana</i>	268.00	13.81	21.19	21.19
	<i>M. levida</i>	123.00	12.61	19.36	40.54
	<i>C. vomitoria</i>	43.00	10.26	15.74	56.28
	<i>C. vicina</i>	54.33	10.01	15.37	71.65
	<i>M. prolapsa</i>	4.67	4.13	6.34	77.99
	<i>S. stercoraria</i>	7.33	4.13	6.33	84.32
	<i>S. bistrigata</i>	9.00	2.42	3.71	88.03
	<i>C. albiceps</i>	3.67	1.23	1.88	89.91
	<i>L. varipes</i>	13.67	1.16	1.78	91.69

Tabla 6.7. (Continuación) Especies que contribuyen en mayor número a formar el agregado de dípteros sarcosaprófagos típico de verano (considerando como tal los meses de junio, julio y agosto de 2006) de cada piso bioclimático. Mesomed.: Mesomediterráneo, Supramed.: Supramediterráneo, Oromed.: Oromediterráneo.

Las especies que marcan la diferencia entre los agregados de los tres pisos bioclimáticos estudiados se enumeran en las tablas 6.8, 6.9 y 6.10. *Sarcophaga cultellata*, *Musca domestica*, *Muscina levida* y *Calliphora vomitoria* parecen ser las especies más útiles a la hora de diferenciar los agregados mesomediterráneos y supramediterráneos de verano (Tabla 6.8). Las dos primeras son abundantes en los ecosistemas mesomediterráneos durante esta estación y pueden ser particularmente útiles en la entomología médico-legal (BYRD & CASTNER, 2001; VELÁSQUEZ *et al.*, 2010). El caso contrario ocurre con *M. levida* y *C. vomitoria*, más abundantes en los ecosistemas supramediterráneos durante dicha época del año. Estas características podrían ser por tanto importantes, más allá de su interés ecológico, por su posible aplicación en las investigaciones forenses.

Por último, los agregados oromediterráneos de dípteros sarcosaprófagos típicos de verano parecen diferenciarse claramente del resto en función de dos especies: *P. nigrimana* y *C. albiceps* (Tablas

6.9 y 6.10). Como ya ha sido comentado en varias ocasiones, *C. albiceps* es una especie que presenta una marcada termofilia, por lo que aparece frecuentemente asociada a menores altitudes (BAZ *et al.*, 2007) y está prácticamente ausente en los ecosistemas oromediterráneos (Tablas 6.9 y 6.10). Por el contrario, *P. nigrimana* parece ser una especie termofóbica, lo que influye en su patrón estacional y de distribución (MARTÍN-VEGA & BAZ, 2011), convirtiéndola en la especie más representativa de los ecosistemas oromediterráneos durante el verano (Tablas 6.7, 6.9 y 6.10). La utilidad de la especie *C. albiceps* como indicador forense ha sido remarcada en varias ocasiones (ver por ejemplo GRASSBERGER *et al.*, 2003; VANIN *et al.*, 2009), mientras que las citas de *P. nigrimana* en estudios sobre insectos necrófagos son escasas, algo que podría deberse precisamente a la asociación de esta especie con hábitats menos extendidos y estudiados. En cualquier caso, la diferencia entre ecosistemas que marcan estas dos especies merece ser tenida en cuenta en la aplicación de la entomología a la medicina legal.

Especie	Abundancia media (M)	Abundancia media (S)	Disimilitud media	Contribución (%)	Acumulación (%)
<i>S. cultellata</i>	19.33	1.17	2.69	6.05	6.05
<i>M. levida</i>	67.33	588.17	2.60	5.84	11.89
<i>M. domestica</i>	37.00	4.83	2.59	5.82	17.71
<i>C. vomitoria</i>	0.25	32.83	2.38	5.34	23.05
<i>H. gyrans</i>	8.25	24.50	2.37	5.34	28.39
<i>P. pallida</i>	0.00	26.67	2.14	4.82	33.21
<i>M. stabulans</i>	17.75	5.83	1.90	4.27	37.48
<i>P. nigrimana</i>	0.00	9.50	1.75	3.93	41.41
<i>C. vicina</i>	3.17	18.83	1.74	3.92	45.33
<i>M. prolapsa</i>	5.67	26.83	1.66	3.74	49.07
<i>H. ignava</i>	10.08	29.00	1.66	3.74	52.81
<i>S. latifrons</i>	10.50	17.00	1.50	3.37	56.18
<i>C. albiceps</i>	260.92	130.33	1.32	2.96	59.14
<i>S. argyrotoma</i>	23.75	14.83	1.23	2.77	61.91

Tabla 6.8. Especies que diferencian los agregados de dípteros sarcosaprófagos típicos de verano (considerando como tal los meses de junio, julio y agosto de 2006) en los ecosistemas localizados en los pisos mesomediterráneo (M) y supramediterráneo (S).

Especie	Abundancia media (M)	Abundancia media (S)	Disimilitud media	Contribución (%)	Acumulación (%)
<i>L. sericata</i>	7.42	5.33	1.09	2.46	64.37
<i>P. alceae</i>	2.83	0.17	0.98	2.21	66.59
<i>P. lugubre</i>	0.75	2.33	0.93	2.10	68.69
<i>S. lehmanni</i>	5.17	4.67	0.90	2.03	70.72
<i>S. portschinskyi</i>	0.50	2.00	0.89	2.00	72.71
<i>S. caerule-scens</i>	0.00	2.00	0.87	1.95	74.66
<i>S. africa</i>	0.67	1.67	0.81	1.82	76.48
<i>H. aene-scens</i>	0.08	2.00	0.78	1.76	78.24
<i>T. magnicornis</i>	0.00	2.33	0.74	1.66	79.90
<i>U. apicalis</i>	4.75	0.17	0.69	1.56	81.46
<i>R. pernix</i>	1.17	0.00	0.68	1.54	82.99
<i>L. caesar</i>	0.50	1.00	0.68	1.53	84.52
<i>S. sterco-raria</i>	0.00	7.83	0.65	1.46	85.98
<i>P. rudis</i>	0.08	2.33	0.61	1.37	87.35
<i>S. flagripes</i>	0.42	0.67	0.56	1.27	88.62
<i>T. praeceps</i>	0.00	1.67	0.55	1.24	89.86
<i>P. subventa</i>	0.00	1.50	0.50	1.12	90.99

Tabla 6.8. (Continuación) Especies que diferencian los agregados de dípteros sarcosaprófagos típicos de verano (considerando como tal los meses de junio, julio y agosto de 2006) en los ecosistemas localizados en los pisos mesomediterráneo (M) y supramediterráneo (S).

Especie	Abundancia media (M)	Abundancia media (O)	Disimilitud media	Contribución (%)	Acumulación (%)
<i>P. nigrimana</i>	0.00	268.00	7.52	10.51	10.51
<i>C. albiceps</i>	260.92	3.67	6.06	8.47	18.98
<i>C. vomitoria</i>	0.25	43.00	5.09	7.12	26.10
<i>M. domestica</i>	37.00	0.33	4.11	5.75	31.85
<i>S. argyrostoma</i>	23.75	0.33	4.07	5.69	37.54

Tabla 6.9. Especies que diferencian los agregados de dípteros sarcosaprófagos típicos de verano (considerando como tal los meses de junio, julio y agosto de 2006) en los ecosistemas localizados en los pisos mesomediterráneo (M) y oromediterráneo (O).

Especie	Abundancia (M)	Abundancia (S)	Disimili- tud media	Contribu- ción (%)	Acumu- lación (%)
<i>C. vicina</i>	3.17	54.33	3.94	5.51	43.05
<i>S. cultellata</i>	19.33	0.33	3.54	4.96	48.00
<i>H. ignava</i>	10.08	0.00	2.78	3.88	51.89
<i>M. stabulans</i>	17.75	1.00	2.72	3.80	55.68
<i>S. latifrons</i>	10.50	0.33	2.71	3.79	59.48
<i>S. stercoraria</i>	0.00	7.33	2.70	3.77	63.25
<i>S. lehmanni</i>	5.17	0.00	2.32	3.24	66.49
<i>L. varipes</i>	0.00	13.67	2.26	3.16	69.65
<i>S. bistrigata</i>	0.08	9.00	2.22	3.10	72.75
<i>L. sericata</i>	7.42	0.67	1.89	2.64	75.39
<i>H. gyrans</i>	8.25	0.00	1.72	2.40	77.79
<i>S. nemorum</i>	0.00	7.00	1.67	2.33	80.12
<i>M. levida</i>	67.33	123.00	1.66	2.32	82.45
<i>P. alceae</i>	2.83	0.00	1.16	1.62	84.07
<i>S. fulgens</i>	0.00	1.67	1.11	1.56	85.62
<i>L. caesar</i>	0.50	1.67	1.11	1.55	87.17
<i>M. prolapsa</i>	5.67	4.67	0.96	1.34	88.51
<i>R. pernix</i>	1.17	1.00	0.80	1.11	89.63
<i>S. flagripes</i>	0.42	1.00	0.80	1.11	90.74

Tabla 6.9. (Continuación) Especies que diferencian los agregados de dípteros sarcosaprófagos típicos de verano (considerando como tal los meses de junio, julio y agosto de 2006) en los ecosistemas localizados en los pisos mesomediterráneo (M) y oromediterráneo (O).

Especie	Abundancia media (S)	Abundancia media (O)	Disimili- tud media	Contribu- ción (%)	A c u m u - lación (%)
<i>P. nigrimana</i>	9.50	268.00	4.91	8.47	8.47
<i>C. albiceps</i>	130.33	3.67	4.38	7.56	16.02
<i>H. ignava</i>	29.00	0.00	3.50	6.03	22.05
<i>S. argyrostoma</i>	14.83	0.33	2.83	4.87	26.93
<i>H. gyrans</i>	24.50	0.00	2.73	4.71	31.63
<i>C. vomitoria</i>	32.83	43.00	2.66	4.59	36.22
<i>S. stercoraria</i>	7.83	7.33	2.43	4.19	40.41

Tabla 6.10. Especies que diferencian los agregados de dípteros sarcosaprófagos típicos de verano (considerando como tal los meses de junio, julio y agosto de 2006) en los ecosistemas localizados en los pisos supramediterráneo (S) y oromediterráneo (O).

Especie	Abundancia media (S)	Abundancia media (O)	Disimilitud media	Contribución (%)	Acumulación (%)
<i>P. pallida</i>	26.67	0.67	2.24	3.87	44.28
<i>S. latifrons</i>	17.00	0.33	2.21	3.81	48.09
<i>C. vicina</i>	18.83	54.33	2.19	3.77	51.86
<i>S. lehmanni</i>	4.67	0.00	1.87	3.23	55.09
<i>L. varipes</i>	0.83	13.67	1.87	3.22	58.31
<i>M. levida</i>	588.17	123.00	1.76	3.03	61.34
<i>S. bistrigata</i>	0.50	9.00	1.73	2.98	64.32
<i>L. sericata</i>	5.33	0.67	1.53	2.63	66.95
<i>M. prolapsa</i>	26.83	4.67	1.52	2.63	69.58
<i>M. stabulans</i>	5.83	1.00	1.50	2.59	72.17
<i>S. nemorum</i>	0.00	7.00	1.50	2.58	74.76
<i>M. domestica</i>	4.83	0.33	1.37	2.37	77.13
<i>S. fulgens</i>	0.00	1.67	1.00	1.73	78.85
<i>S. caerule-scens</i>	2.00	0.00	0.90	1.55	80.40
<i>H. aenescens</i>	2.00	0.33	0.89	1.53	81.94
<i>P. lugubre</i>	2.33	0.00	0.89	1.53	83.46
<i>T. magnicornis</i>	2.33	0.33	0.87	1.50	84.97
<i>S. portschinskyi</i>	2.00	1.00	0.86	1.47	86.44
<i>L. caesar</i>	1.00	1.67	0.83	1.42	87.86
<i>S. cultellata</i>	1.17	0.33	0.74	1.27	89.13
<i>R. pernix</i>	0.00	1.00	0.72	1.24	90.38

Tabla 6.10. (Continuación) Especies que diferencian los agregados de dípteros sarcosaprófagos típicos de verano (considerando como tal los meses de junio, julio y agosto de 2006) en los ecosistemas localizados en los pisos supramediterráneo (S) y oromediterráneo (O).

6.2.2 – Otoño

En las figuras 6.24 y 6.25 se representan las diferencias y similitudes entre los agregados de especies de las localidades muestreadas durante los meses de otoño, de acuerdo con un análisis de agrupamiento o *cluster* (Figura 6.24) y un gráfico de ordenación nMDS (*non-metric multidimensional scaling*) (Figura 6.25), basados ambos en la matriz de similitud de Bray-Curtis (BRAY & CURTIS, 1957; CLARKE *et al.*,

2006), y transformando los datos logarítmicamente ($\log [x+1]$), tal y como se explicó en el apartado 6.1.

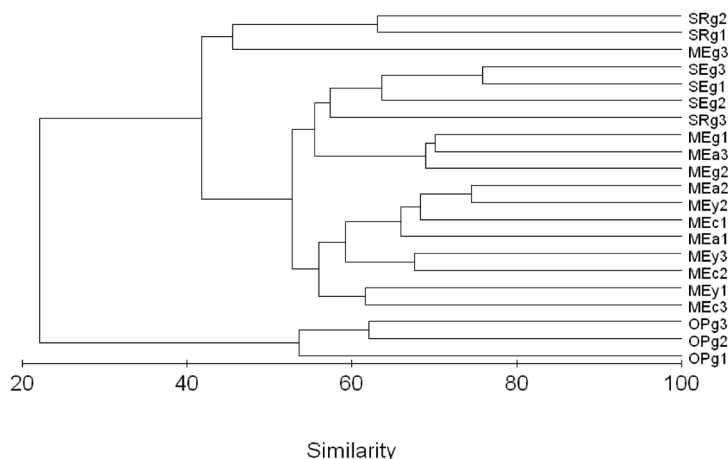


Figura 6.24. Análisis de agrupamiento (*cluster*) de las 21 localidades estudiadas a partir de las capturas obtenidas durante la estación de otoño, considerando como tal los meses de septiembre, octubre y noviembre de 2006.

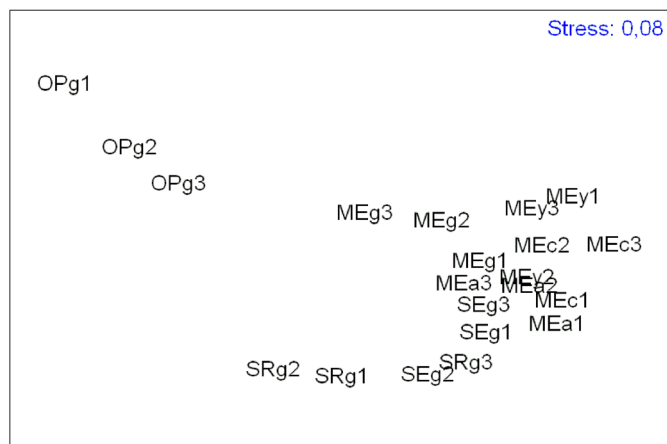


Figura 6.25. Gráfico de ordenación nMDS (*non-metric multi-dimensional scaling*) de las 21 localidades estudiadas a partir de las capturas obtenidas durante la estación de otoño, considerando como tal los meses de septiembre, octubre y noviembre de 2006.

Si el análisis de los agregados de especies considerando el año de muestreo en conjunto (Figuras 6.1 y 6.2) o únicamente los meses de verano (Figuras 6.22 y 6.23) ponían de manifiesto la clara diferenciación de los ecosistemas oromediterráneos frente a una mayor similitud entre los ecosistemas mesomediterráneos y supramediterráneos, esta tendencia se ve claramente acentuada en los meses de otoño (Figuras 6.24 y 6.25). Los agregados oromediterráneos típicos de dicha estación continúan formando un grupo compacto y claramente diferenciado (Figuras 6.24 y 6.25), tal y como apoyan además los valores obtenidos para el estadístico R mediante un análisis ANOSIM (Tabla 6.11). Por el contrario, durante el otoño parece que las diferencias entre los agregados mesomediterráneos y supramediterráneos son pequeñas y la composición de especies de ambos parecen solapar bastante, de acuerdo con el valor del estadístico R (Tabla 6.11). Aún así, las diferencias entre los agregados típicos de ambos pisos continúan siendo significativas (Tabla 6.11), y las localidades supramediterráneas siguen siendo más similares entre sí que con las localidades mesomediterráneas, aunque todas ellas parezcan formar un único gran grupo (Figura 6.24). Dentro de los hábitats supramediterráneos, los agregados típicos de los robledales, principalmente en las localidades SRg1 y SRg2, parecen ser los más diferentes (Figuras 6.23 y 6.24). El bajo valor de estrés de la ordenación nMDS (Figura 6.24) señala la fiabilidad de dicha ordenación.

Grupos	Estadístico R	Nivel de significación (%)
Mesomed. – Supramed.	0.457	0.4
Mesomed. – Oromed.	0.994	0.2
Supramed. – Oromed.	0.981	1.2

Tabla 6.11. Valores del estadístico R y niveles de significación (representados como porcentaje) para cada una de las comparaciones posibles entre los agregados de especies característicos de otoño (considerando como tal los meses de septiembre, octubre y noviembre de 2006) de los tres pisos bioclimáticos.

Por otro lado, el análisis SIMPER de la composición de especies de cada piso bioclimático durante los meses de otoño (Tabla 6.12) señala que especies como *C. albiceps* o *M. levida* continúan siendo parte fundamental de los agregados dípteros sarcosaprófagos durante esta estación del año. Sin embargo, se produce un cambio llamativo debido a la especie *C. vicina*, que en otoño parece ser la especie más importante de estas comunidades en los hábitats mesomediterráneos y supramediterráneos, y una de las más importantes en los oromedi-

terráneos (Tabla 6.12). Como ya se comentó en el apartado anterior, *C. vicina* es una de las especies fundamentales en las comunidades de insectos necrófagos (BYRD & CASTNER, 2001), aunque su marcada termofilia explica su poca representación en algunas localidades durante la época más cálida del año (ver apartado 6.2.1). En los pisos mesomediterráneo y supramediterráneo es la especie más abundante en otoño, mientras que en el piso oromediterráneo sólo es superada por *Heleomyza captiosa* (Tabla 6.12). Llama la atención la ausencia de *P. nigrimana*, que era la especie más abundante en los ecosistemas oromediterráneos en verano, en dichos ecosistemas durante el otoño, así como el escaso número de especies que componen el agregado típico de dicho piso durante esta estación (Tabla 6.12). La llegada del otoño coincide con un descenso de las temperaturas, por lo que las condiciones climáticas son menos favorables para muchas especies de dípteros sarcosaprófagos cuya actividad está asociada principalmente a épocas más cálidas. Esto se traduce en un descenso en el número de especies y de individuos, algo que se acentúa en los ecosistemas oromediterráneos, donde la temperatura media es significativamente inferior durante todo el año (RIVAS-MARTÍNEZ *et al.*, 1987).

Piso bio-climático	Especie	Abundancia media	Similitud media	Contribución (%)	Acumulación (%)
Mesomed.					
	<i>C. vicina</i>	50.50	9.23	15.56	15.56
	<i>C. albiceps</i>	50.08	6.16	10.39	25.95
	<i>M. levida</i>	23.25	5.57	9.40	35.34
	<i>N. ruficeps</i>	39.75	5.56	9.37	44.71
	<i>S. cultellata</i>	13.50	4.94	8.33	53.05
	<i>S. argyrostoma</i>	6.00	4.10	6.92	59.96
	<i>L. sericata</i>	17.75	3.81	6.42	66.38
	<i>M. domestica</i>	25.33	3.51	5.92	72.29
	<i>S. nemorum</i>	4.17	2.53	4.26	76.56
	<i>P. mediterranea</i>	3.00	2.29	3.86	80.42
	<i>S. bistrigata</i>	5.08	1.58	2.66	83.08
	<i>M. prolapsa</i>	2.50	1.56	2.63	85.71

Tabla 6.12. Especies que contribuyen en mayor número a formar el agregado de dípteros sarcosaprófagos típico de otoño (considerando como tal los meses de septiembre, octubre y noviembre de 2006) de cada piso bioclimático. Mesomed.: Mesomediterráneo, Supramed.: Supramediterráneo, Oromed.: Oromediterráneo.

Piso biocli- mático	Especie	Abundan- cia media	Similitud media	Contribu- ción (%)	Acumu- lación (%)
Mesomed.	<i>S. lehmanni</i>	2.42	1.21	2.04	87.75
	<i>R. pernix</i>	1.75	1.00	1.69	89.44
	<i>S. flagripes</i>	1.75	0.93	1.56	91.00
Supramed.	<i>C. vicina</i>	45.00	9.87	17.14	17.14
	<i>M. levida</i>	12.50	6.14	10.66	27.80
	<i>P. mediterranea</i>	6.50	5.12	8.89	36.68
	<i>P. errans</i>	4.83	4.15	7.21	43.89
	<i>S. nemorum</i>	9.83	4.11	7.14	51.03
	<i>S. lehmanni</i>	5.17	4.07	7.07	58.10
	<i>P. pallida</i>	22.83	2.98	5.17	63.27
	<i>N. ruficeps</i>	24.83	2.92	5.06	68.33
	<i>C. albiceps</i>	59.33	2.81	4.88	73.21
	<i>C. vomitoria</i>	11.67	2.78	4.83	78.04
	<i>S. bistrigata</i>	9.17	1.73	3.01	81.06
	<i>M. prolapsa</i>	2.33	1.47	2.56	83.61
	<i>L. sericata</i>	4.17	1.40	2.43	86.04
	<i>P. subventa</i>	2.83	1.24	2.15	88.19
	<i>H. gyrans</i>	6.33	1.16	2.01	90.20
Oromed.	<i>H. captiosa</i>	51.67	23.07	35.81	35.81
	<i>C. vicina</i>	10.00	14.94	23.19	59.00
	<i>S. nemorum</i>	4.67	12.02	18.66	77.66
	<i>N. ruficeps</i>	5.00	10.08	15.64	93.30

Tabla 6.12. (Continuación) Especies que contribuyen en mayor número a formar el agregado de dípteros sarcosaprófagos típico de otoño (considerando como tal los meses de septiembre, octubre y noviembre de 2006) de cada piso bioclimático. Mesomed.: Mesomediterráneo, Supramed.: Supramediterráneo, Oromed.: Oromediterráneo.

En el caso de las especies más útiles para diferenciar los agregados típicos de cada piso bioclimático en otoño (Tablas 6.13, 6.14 y 6.15) se observa que especies como *C. albiceps*, *S. cultelata*, *M. levida* o *M. domestica* continúan siendo útiles (ver apartado

6.2.1). Destaca sin embargo la presencia de *Phaonia pallida* como la especie que mejor diferencia los agregados mesomediterráneos y supramediterráneos (Tabla 6.13) y una de las especies principales que marcan la diferencia entre los agregados supramediterráneos y oromediterráneos en otoño (Tabla 6.15). *Phaonia pallida* es una especie que puede capturarse asociada con carroña en densidades muy elevadas (HWANG & TURNER, 2005), pero que sin embargo prácticamente no se ha citado en estudios de este tipo en la región Paleártica. Su presencia en este estudio, que revela su clara preferencia por los ecosistemas supramediterráneos (Figura 6.13), es por tanto un dato a tener en cuenta a la hora de estudiar las comunidades de insectos sarcosaprófagos en dicha región biogeográfica.

Por último, merece la pena destacar la importancia de *Heleomyza captiosa* durante el otoño en los ecosistemas oromediterráneos (Tabla 6.12), donde parece tomar el relevo de la especie *P. nigri-maná*, la más abundante en este piso bioclimático durante el verano (ver apartado 6.2.1). Las especies de la familia Heleomyzidae, a la que pertenece *H. captiosa*, son sólo esporádicamente reseñadas en los estudios sobre insectos asociados a la carroña, aunque en ocasiones su presencia en las comunidades de este tipo de insectos podría ser en realidad mayor de lo pensado (ver capítulo 3, apartado 3.4). En este caso, *H. captiosa* podría desempeñar un papel importante en los procesos de descomposición en los ecosistemas oromediterráneos, al tiempo que pone de manifiesto, una vez más, la singularidad de los agregados de especies típicos de este piso bioclimático.

Especie	Abundancia media (M)	Abundancia media (S)	Disimilitud media	Contribución (%)	Acumulación (%)
<i>P. pallida</i>	0.25	22.83	3.01	6.03	6.03
<i>C. albiceps</i>	50.08	59.33	2.94	5.90	11.93
<i>S. cultellata</i>	13.50	0.83	2.77	5.55	17.47
<i>N. ruficeps</i>	39.75	24.83	2.72	5.45	22.92
<i>M. domestica</i>	25.33	1.33	2.58	5.17	28.09
<i>L. sericata</i>	17.75	4.17	2.28	4.57	32.66
<i>C. vomitoria</i>	1.67	11.67	2.15	4.32	36.98
<i>S. bistrigata</i>	5.08	9.17	2.01	4.03	41.00

Figura 6.13. Especies que diferencian los agregados de dípteros sarcosaprófagos típicos de otoño (considerando como tal los meses de septiembre, octubre y noviembre de 2006) en los ecosistemas localizados en los pisos mesomediterráneo (M) y supramediterráneo (S).

Especie	Abundancia media (M)	Abundancia media (S)	Disimilitud media	Contribución (%)	Acumulación (%)
<i>S. argyrotoma</i>	6.00	3.17	1.74	3.49	44.49
<i>H. gyrans</i>	0.00	6.33	1.69	3.39	47.88
<i>P. errans</i>	1.08	4.83	1.55	3.11	50.99
<i>S. lehmanni</i>	2.42	5.17	1.48	2.97	53.96
<i>S. nemorum</i>	4.17	9.83	1.44	2.89	56.86
<i>P. subventa</i>	0.33	2.83	1.35	2.72	59.57
<i>M. levida</i>	23.25	12.50	1.31	2.62	62.20
<i>P. ponti</i>	4.42	1.50	1.26	2.53	64.73
<i>P. mediterranea</i>	3.00	6.50	1.22	2.45	67.18
<i>M. prolapsa</i>	2.50	2.33	1.10	2.19	69.37
<i>P. nigrimana</i>	0.67	2.17	1.09	2.18	71.56
<i>S. flagripes</i>	1.75	0.33	1.01	2.03	73.59
<i>H. ignava</i>	0.33	2.00	1.01	2.02	75.61
<i>C. vicina</i>	50.50	45.00	0.99	1.98	77.58
<i>H. depuncta</i>	0.17	2.17	0.97	1.95	79.53
<i>R. pernix</i>	1.75	0.17	0.97	1.94	81.47
<i>P. vagabunda</i>	1.08	1.17	0.93	1.86	83.32
<i>S. latifrons</i>	1.25	1.00	0.86	1.73	85.05
<i>M. stabulans</i>	1.83	0.50	0.86	1.72	86.77
<i>S. portschinskyi</i>	1.08	0.83	0.85	1.70	88.47
<i>S. africa</i>	0.33	1.17	0.79	1.59	90.06

Figura 6.13. (Continuación) Especies que diferencian los agregados de dípteros sarcosaprófagos típicos de otoño (considerando como tal los meses de septiembre, octubre y noviembre de 2006) en los ecosistemas localizados en los pisos mesomediterráneo (M) y supramediterráneo (S).

Especie	Abundancia media (M)	Abundancia media (O)	Disimilitud media	Contribución (%)	Acumulación (%)
<i>H. captiosa</i>	0.00	51.67	7.48	9.73	9.73
<i>C. albiceps</i>	50.08	0.00	6.44	8.38	18.10
<i>M. levida</i>	23.25	0.00	5.70	7.41	25.51

Figura 6.14. Especies que diferencian los agregados de dípteros sarcosaprófagos típicos de otoño (considerando como tal los meses de septiembre, octubre y noviembre de 2006) en los ecosistemas localizados en los pisos mesomediterráneo (M) y oromediterráneo (O).

Especie	Abundancia media (M)	Abundancia media (O)	Disimilitud media	Contribución (%)	Acumulación (%)
<i>S. cultellata</i>	13.50	0.00	4.96	6.45	31.96
<i>L. sericata</i>	17.75	0.00	4.72	6.14	38.10
<i>M. domestica</i>	25.33	0.00	4.55	5.92	44.03
<i>N. ruficeps</i>	39.75	5.00	4.15	5.39	49.42
<i>S. argyros-toma</i>	6.00	0.00	4.02	5.23	54.65
<i>C. vicina</i>	50.50	10.00	3.54	4.60	59.25
<i>S. bistrigata</i>	5.08	0.00	2.76	3.59	62.84
<i>P. mediterranea</i>	3.00	0.00	2.73	3.55	66.39
<i>C. vomitoria</i>	1.67	5.00	2.60	3.38	69.76
<i>M. prolapsa</i>	2.50	0.00	2.10	2.73	72.50
<i>S. lehmanni</i>	2.42	0.00	1.85	2.40	74.90
<i>S. nemorum</i>	4.17	4.67	1.69	2.20	77.10
<i>P. ponti</i>	4.42	0.00	1.69	2.19	79.29
<i>S. flagripes</i>	1.75	0.33	1.62	2.11	81.40
<i>R. pernix</i>	1.75	0.00	1.60	2.08	83.48
<i>P. errans</i>	1.08	0.00	1.45	1.89	85.37
<i>P. vagabunda</i>	1.08	0.00	1.18	1.53	86.90
<i>S. portschinskyi</i>	1.08	0.00	1.14	1.48	88.38
<i>S. latifrons</i>	1.25	0.00	1.10	1.43	89.91
<i>M. stabulans</i>	1.83	0.00	1.03	1.34	91.15

Figura 6.14. (Continuación) Especies que diferencian los agregados de dípteros sarcosaprófagos típicos de otoño (considerando como tal los meses de septiembre, octubre y noviembre de 2006) en los ecosistemas localizados en los pisos meso-mediterráneo (M) y oromediterráneo (O).

Especie	Abundancia media (S)	Abundancia media (O)	Disimilitud media	Contribución (%)	Acumulación (%)
<i>H. captiosa</i>	0.83	51.67	5.95	8.16	8.16
<i>M. levida</i>	12.50	0.00	5.40	7.40	15.56
<i>P. pallida</i>	22.83	0.00	4.78	6.55	22.11
<i>C. albiceps</i>	59.33	0.00	4.66	6.38	28.49

Figura 6.15. Especies que diferencian los agregados de dípteros sarcosaprófagos típicos de otoño (considerando como tal los meses de septiembre, octubre y noviembre de 2006) en los ecosistemas localizados en los pisos supramediterráneo (S) y oromediterráneo (O).

Especie	Abundancia media (S)	Abundancia media (O)	Disimilitud media	Contribución (%)	Acumulación (%)
<i>P. mediterranea</i>	6.50	0.00	4.44	6.08	34.57
<i>S. lehmanni</i>	5.17	0.00	3.94	5.40	39.97
<i>C. vicina</i>	45.00	10.00	3.69	5.06	45.03
<i>P. errans</i>	4.83	0.00	3.67	5.04	50.07
<i>C. vomitoria</i>	11.67	5.00	3.07	4.21	54.28
<i>S. bistrigata</i>	9.17	0.00	2.99	4.10	58.38
<i>N. ruficeps</i>	24.83	5.00	2.91	3.99	62.36
<i>H. gyrans</i>	6.33	0.00	2.45	3.36	65.72
<i>L. sericata</i>	4.17	0.00	2.31	3.17	68.89
<i>P. subventa</i>	2.83	0.00	2.22	3.05	71.94
<i>M. prolapsa</i>	2.33	0.00	1.97	2.71	74.65
<i>S. argyrostoma</i>	3.17	0.00	1.79	2.46	77.10
<i>S. nemorum</i>	9.83	4.67	1.68	2.31	79.41
<i>H. depuncta</i>	2.17	0.33	1.59	2.18	81.59
<i>P. nigrimana</i>	2.17	0.00	1.50	2.06	83.64
<i>H. ignava</i>	2.00	0.00	1.43	1.96	85.61
<i>L. caesar</i>	1.00	0.00	1.12	1.53	87.13
<i>S. africa</i>	1.17	0.00	1.09	1.49	88.63
<i>M. domestica</i>	1.33	0.00	0.97	1.33	89.96
<i>P. ponti</i>	1.50	0.00	0.93	1.28	91.24

Figura 6.15. (Continuación) Especies que diferencian los agregados de dípteros sarcosaprófagos típicos de otoño (considerando como tal los meses de septiembre, octubre y noviembre de 2006) en los ecosistemas localizados en los pisos supra-mediterráneo (S) y oromediterráneo (O).

6.2.3 – Invierno

Las diferencias y similitudes entre los agregados de especies de las localidades muestreadas durante los meses de invierno se estudiaron mediante un análisis de agrupamiento o *cluster* (Figura 6.26) y un gráfico de ordenación nMDS (*non-metric multidimensional scaling*) (Figura 6.27), basados ambos en la matriz de similitud de Bray-Curtis (BRAY & CURTIS, 1957; CLARKE *et al.*, 2006), y transformando los datos logarítmicamente ($\log [x+1]$), tal y como se explicó en el

apartado 6.1.

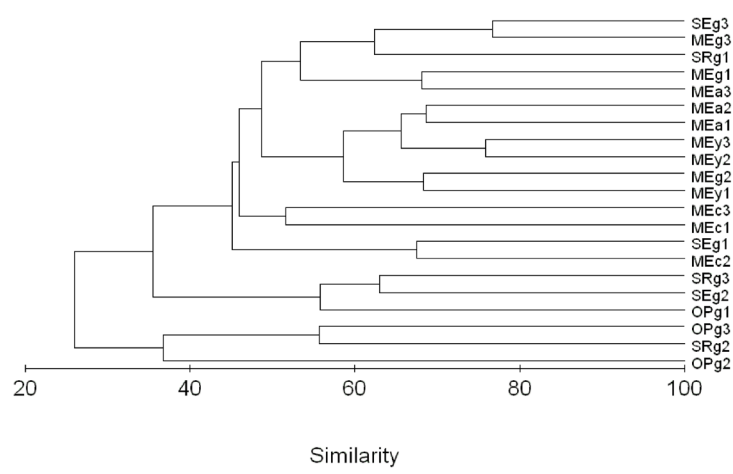


Figura 6.26. Análisis de agrupamiento (*cluster*) de las 21 localidades estudiadas a partir de las capturas obtenidas durante la estación de invierno, considerando como tal los meses de diciembre de 2006 y enero y febrero de 2007.

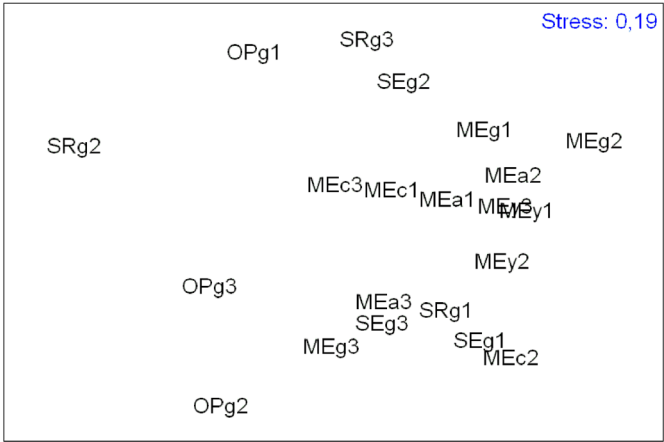


Figura 6.27. Gráfico de ordenación nMDS (*non-metric multi-dimensional scaling*) de las 21 localidades estudiadas a partir de las capturas obtenidas durante la estación de invierno, considerando como tal los meses de diciembre de 2006 y enero y febrero de 2007.

A primera vista, los resultados correspondientes a la estación de invierno parecen bastante confusos, sin que aparentemente pue-

da reconocerse ningún grupo claramente diferenciado (Figura 6.27). Además, el elevado valor de estrés obtenido en la ordenación nMDS (Figura 6.27) señala la poca consistencia de esta ordenación. A diferencia de lo que ocurría en las estaciones de verano y otoño, los ecosistemas oromediterráneos no forman en esta ocasión un grupo claramente diferenciado, y de hecho las localidades OPg2 y OPg3 parecen formar junto con el robledal supramediterráneo SRg2 el único grupo más compacto (Figura 6.26). En consecuencia, el valor del estadístico R obtenido mediante un análisis ANOSIM es extremadamente bajo entre ambos pisos bioclimáticos, por lo que las diferencias en la composición de sus agregados de especies no son significativas (Tabla 6.16). Sí resultan en cambio significativas las diferencias entre los hábitats mesomediterráneos y oromediterráneos en esta estación del año, de acuerdo con el valor del estadístico R obtenido (Tabla 6.16). Por último, las diferencias entre los agregados mesomediterráneos y supramediterráneos resultan significativas, aunque la composición de ambos parecen solapar en gran parte (Tabla 6.16).

Grupos	Estadístico R	Nivel de significación (%)
Mesomed. – Supramed.	0.281	1.8
Mesomed. – Oromed.	0.811	0.2
Supramed. – Oromed.	0.037	36.9

Tabla 6.16. Valores del estadístico R y niveles de significación (representados como porcentaje) para cada una de las comparaciones posibles entre los agregados de especies característicos de invierno (considerando como tal los meses de diciembre de 2006 y enero y febrero de 2007) de los tres pisos bioclimáticos.

Respecto a la composición de especies revelada mediante un análisis SIMPER, llama enormemente la atención el escaso número de especies que caracterizan el agregado típico de cada piso bioclimático en invierno (Tabla 6.17) y que diferencian estos agregados (Tablas 6.18, 6.19 y 6.20). En realidad, este es un resultado esperable, puesto que el invierno supone la época menos favorable para los insectos, registrándose por tanto mínimos tanto en el número de especies como en el de individuos. Por otra parte, aunque es posible reconocer algunas especies de insectos estrictamente invernales (ver capítulo 5, apartado 5.3.3), muchas de ellas se caracterizan precisamente por su bajo número de efectivos (HÁGVAR, 2010). De cualquier modo, hay que destacar la abundancia de *C. vicina* en los ecosistemas mesomediterráneos y supramediterráneos durante el invierno, lo que explica su gran utilidad como indicador forense, al ser fre-

cuentemente la especie de díptero sarcosaprófago más importante en las comunidades de este tipo de insectos durante las épocas más frías (FROST *et al.*, 2010). A pesar de esto, parece que las condiciones climáticas durante esta época del año son especialmente severas en el piso oromediterráneo incluso para *C. vicina*, que no parece contribuir de forma significativa a la composición de especies típica de dicho piso (Tabla 6.17). En realidad, el agregado típico de invierno de este piso bioclimático estaría formado por tres especies (Tabla 6.17): *Suillia nemorum*, *Pollenia vagabunda* y *H. captiosa*. *Suillia nemorum* parece ser un componente fundamental de las comunidades de dípteros sarcosaprófagos durante el invierno en todos los pisos bioclimáticos (Tabla 6.17), mientras que *H. captiosa*, también perteneciente a la familia Heleomyzidae, era la especie principal de los ecosistemas oromediterráneos en otoño (ver apartado 6.2.2). Por su parte, este estudio parece revelar a *P. vagabunda* como una especie con clara preferencia por los hábitats oromediterráneos (Figura 6.9) y con una fenología principalmente invernada (ver capítulo 5, apartado 5.3.1). Sin embargo, no hay que olvidar que las abundantes capturas de esta especie en invierno podrían deberse más a su propio comportamiento (siendo frecuente encontrar individuos agrupados en oquedades durante el invierno) que a un patrón fenológico real (ver capítulo 5, apartado 5.3.1).

En cualquier caso, pueden distinguirse algunas especies útiles para diferenciar los agregados típicos de cada piso bioclimático durante la estación de invierno (Tablas 6.18, 6.19 y 6.20). En este sentido, la mayor abundancia de *C. vicina* en el piso mesomediterráneo durante esta época del año (Tablas 6.18 y 6.19) o la presencia de *P. vagabunda* en el piso oromediterráneo (Tablas 6.19 y 6.20) podrían resultar particularmente útiles. Menos útil parece ser la especie *S. nemorum*, seguramente debido a que es bastante abundante en los tres pisos durante esta estación. Sea como sea, un estudio exhaustivo de las comunidades de dípteros sarcosaprófagos en este tipo de ecosistemas durante el periodo invernada parece necesario para poder caracterizar convenientemente estos agregados de especies.

Piso bio-climático	Especie	Abundancia media	Similitud media	Contribución (%)	Acumulación (%)
Mesomed.					
	<i>C. vicina</i>	16.25	20.14	56.79	56.79
	<i>S. nemorum</i>	4.17	7.55	21.30	78.09
	<i>N. ruficeps</i>	2.92	2.35	6.62	84.71
	<i>M. levida</i>	1.67	1.92	5.43	90.13
Supramed.					
	<i>C. vicina</i>	13.67	10.14	42.94	42.94
	<i>S. nemorum</i>	2.00	5.05	21.40	64.34
	<i>C. vomitoria</i>	3.50	4.25	18.02	82.37
	<i>M. levida</i>	8.00	1.41	5.97	88.34
	<i>H. captiosa</i>	21.83	1.22	5.16	93.49
Oromed.					
	<i>S. nemorum</i>	4.67	9.80	49.91	49.91
	<i>P. vagabunda</i>	29.00	4.83	24.59	74.50
	<i>H. captiosa</i>	12.67	4.62	23.54	98.04

Tabla 6.17. Especies que contribuyen en mayor número a formar el agregado de dípteros sarcosaprófagos típico de invierno (considerando como tal los meses de diciembre de 2006 y enero y febrero de 2007) de cada piso bioclimático. Mesomed.: Mesomediterráneo, Supramed.: Supramediterráneo, Oromed.: Oromediterráneo.

Especie	Abundancia media (M)	Abundancia media (S)	Disimilitud media	Contribución (%)	Acumulación (%)
<i>C. vicina</i>	16.25	13.67	20.84	28.83	28.83
<i>H. captiosa</i>	0.00	21.83	14.69	20.32	49.15
<i>M. levida</i>	1.67	8.00	8.74	12.09	61.24
<i>S. bistrigata</i>	5.08	0.33	5.38	7.44	68.68
<i>S. nemorum</i>	4.17	2.00	4.75	6.58	75.25
<i>N. ruficeps</i>	2.92	1.00	4.46	6.17	81.42
<i>C. vomitoria</i>	0.33	3.50	4.35	6.02	87.43
<i>S. flagripes</i>	2.08	0.33	2.78	3.84	91.28

Figura 6.18. Especies que diferencian los agregados de dípteros sarcosaprófagos típicos de invierno (considerando como tal los meses de diciembre de 2006 y enero y febrero de 2007) en los ecosistemas localizados en los pisos mesomediterráneo (M) y supramediterráneo (S).

Especie	Abundancia media (M)	Abundancia media (O)	Disimilitud media	Contribución (%)	Acumulación (%)
<i>C. vicina</i>	16.25	10.33	21.83	26.62	26.62
<i>P. vagabunda</i>	0.42	29.00	20.51	25.01	51.63
<i>H. captiosa</i>	0.00	12.67	12.78	15.59	67.22
<i>S. nemorum</i>	4.17	4.67	7.18	8.76	75.98
<i>S. bistrigata</i>	5.08	0.00	5.48	6.68	82.65
<i>N. ruficeps</i>	2.92	0.00	4.41	5.38	88.03
<i>S. flagripes</i>	2.08	0.00	2.75	3.35	91.39

Figura 6.19. Especies que diferencian los agregados de dípteros sarcosaprófagos típicos de invierno (considerando como tal los meses de diciembre de 2006 y enero y febrero de 2007) en los ecosistemas localizados en los pisos mesomediterráneo (M) y oromediterráneo (O).

Especie	Abundancia media (S)	Abundancia media (O)	Disimilitud media	Contribución (%)	Acumulación (%)
<i>H. captiosa</i>	21.83	12.67	21.43	26.79	26.79
<i>P. vagabunda</i>	1.50	29.00	18.85	23.56	50.35
<i>C. vicina</i>	13.67	10.33	15.70	19.62	69.97
<i>M. levida</i>	8.00	0.33	7.50	9.37	79.34
<i>S. nemorum</i>	2.00	4.67	6.58	8.22	87.56
<i>C. vomitoria</i>	3.50	1.00	4.33	5.41	92.97

Figura 6.20. Especies que diferencian los agregados de dípteros sarcosaprófagos típicos de invierno (considerando como tal los meses de diciembre de 2006 y enero y febrero de 2007) en los ecosistemas localizados en los pisos supramediterráneo (S) y oromediterráneo (O).

6.2.4 – Primavera

En las figuras 6.28 y 6.29 se representan las diferencias y similitudes entre los agregados de especies de las localidades muestreadas durante los meses de primavera, de acuerdo con un análisis de agrupamiento o *cluster* (Figura 6.28) y un gráfico de ordenación nMDS (*non-metric multidimensional scaling*) (Figura 6.29), basados ambos en la matriz de similitud de Bray-Curtis (BRAY & CURTIS, 1957; CLARKE *et al.*, 2006), y transformando los datos logarítmicamente ($\log [x+1]$), tal y como se explicó en el apartado 6.1.

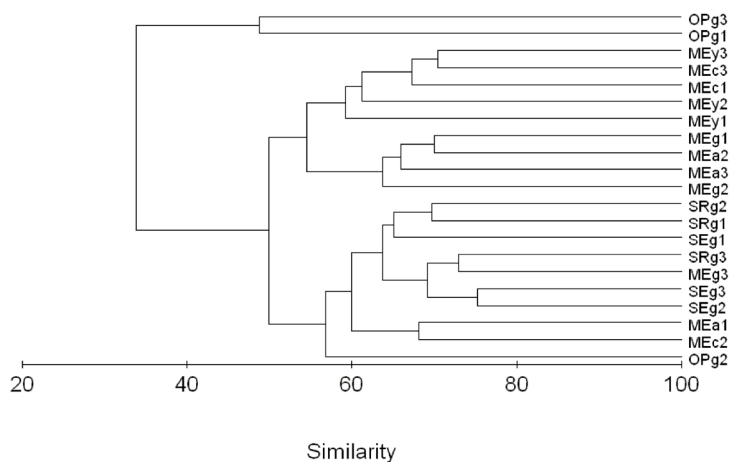


Figura 6.28. Análisis de agrupamiento (*cluster*) de las 21 localidades estudiadas a partir de las capturas obtenidas durante la estación de primavera, considerando como tal los meses de diciembre de marzo, abril y mayo de 2007.

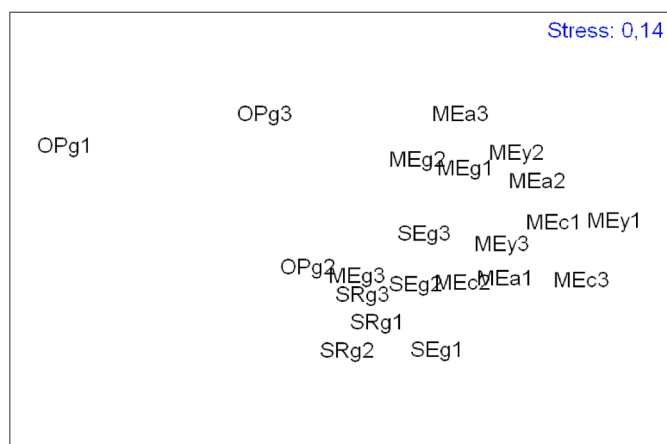


Figura 6.29. Gráfico de ordenación nMDS (*non-metric multi-dimensional scaling*) de las 21 localidades estudiadas a partir de las capturas obtenidas durante la estación de invierno, considerando como tal los meses de marzo, abril y mayo de 2007.

Aunque la ordenación de las localidades (Figura 6.29) no es tan caótica como ocurría al considerar los meses de invierno (Figura 6.27), parece que en primavera continúa siendo complicado distinguir

grupos compactos y definidos; y de hecho el valor de estrés obtenido para dicha ordenación es más elevado de lo deseable (Figura 6.29). En este caso, las localidades OPg1 y OPg3 parecen formar un grupo claramente diferenciado, pero sin embargo la otra localidad oromediterránea, OPg2, parece ser más similar en su composición de especies a un subgrupo formado por las localidades supramediterráneas y algunas mesomediterráneas (Figura 6.28). De hecho, las diferencias entre los agregados de especies típicos del piso oromediterráneo y el resto de pisos son significativas, como muestran los resultados del análisis ANOSIM (Tabla 6.21). Las diferencias entre los agregados típicos de los ecosistemas mesomediterráneos y supramediterráneos son también significativas, pero sus composiciones de especies parecen solaparse bastante, a tenor de lo que indica el valor de estadístico R obtenido (Tabla 6.21).

Grupos	Estadístico R	Nivel de significación (%)
Mesomed. – Supramed.	0.348	0.4
Mesomed. – Oromed.	0.814	0.2
Supramed. – Oromed.	0.759	1.2

Tabla 6.21. Valores del estadístico R y niveles de significación (representados como porcentaje) para cada una de las comparaciones posibles entre los agregados de especies característicos de primavera (considerando como tal los meses de marzo, abril y mayo de 2007) de los tres pisos bioclimáticos.

Por otro lado, el análisis SIMPER revela nuevamente un escaso número de especies que caracterizan los agregados típicos de cada piso bioclimático en los meses de primavera (Tabla 6.22). Esta escasez es especialmente notoria en los ecosistemas oromediterráneos, donde sólo tres especies conforman más del 90% de las especies de la comunidad de dípteros sarcosaprófagos (Tabla 6.22), del mismo modo que ocurría en invierno (Tabla 6.17). Una posible explicación a esto podría ser el hecho de que durante gran parte de la primavera la temperatura media continúa siendo fría, más similar a la del invierno que a la de verano. Además, las lluvias fueron muy abundantes durante parte de la primavera de 2007 (datos del Instituto Nacional de Meteorología), lo que también podría conllevar que las condiciones climáticas no fueran favorables para los insectos. De hecho, la propia composición de especies en cada uno de los pisos bioclimáticos (Tabla 6.22) señala que se trata de una estación fría. Así, las especies *Calliphora vicina* y *Calliphora vomitoria* son dos de las más abundantes en los tres pisos bioclimáticos (Tabla 6.22).

Ambas especies son termofóbicas, típicamente asociadas con las bajas temperaturas (BAZ *et al.*, 2007). Algo similar ocurre con *Prochyliza nigrimana*, bastante abundante en los pisos mesomediterráneo y supramediterráneo en primavera (Tabla 6.22), y que también se trata de una especie termofóbica, por lo que en verano está prácticamente ausente en las localidades situadas a menor altura, más cálidas (MARTÍN-VEGA & BAZ, 2011), y pasa a ser la especie de díptero sarcosaprófago más relevante de los agregados oromediterráneos (ver apartado 6.2.1). Por otro lado, la especie *Lucilia sericata* parece abundante en los ecosistemas mesomediterráneos y supramediterráneos en primavera (Tabla 6.22), lo que se explica como una estrategia para evitar la competencia directa con la especie *Chrysomya albiceps* en dichos ecosistemas durante los meses más cálidos del año (TANTAWI *et al.*, 1996; MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 2000a). Por último, hay que resaltar la presencia significativa de *Suillia nemorum* en los agregados oromediterráneos durante los meses de primavera (Tabla 6.22). Dado que parece tratarse de una especie asociada a periodos con bajas temperaturas (ver apartados 6.2.2 y 6.2.3), su presencia en el piso oromediterráneo indica que durante estos meses las condiciones climáticas debieron ser similares a las de otoño o invierno. Hay que recordar que una de las características principales de las especies de la familia Heleomyzidae parece ser su presencia constante en los agregados de dípteros sarcosaprófagos en los ecosistemas naturales del centro peninsular, pero presentando diferentes picos de actividad anual dependiendo del hábitat estudiado (ver apartado 6.1).

Piso bio-climático	Especie	Abundancia media	Similitud media	Contribución (%)	Acumulación (%)
Mesomed.					
	<i>C. vicina</i>	49.00	13.44	23.69	23.69
	<i>M. levida</i>	14.17	7.33	12.93	36.62
	<i>L. sericata</i>	9.83	6.46	11.39	48.01
	<i>C. vomitoria</i>	9.17	5.94	10.47	58.47
	<i>S. bistrigata</i>	8.17	3.31	5.84	64.31
	<i>M. prolapsa</i>	2.75	3.00	5.28	69.59
	<i>P. nigrimana</i>	7.58	2.92	5.15	74.74

Tabla 6.22. Especies que contribuyen en mayor número a formar el agregado de dípteros sarcosaprófagos típico de primavera (considerando como tal los meses de marzo, abril y mayo de 2007) de cada piso bioclimático. Mesomed.: Mesomediterráneo, Supramed.: Supramediterráneo, Oromed.: Oromediterráneo.

Piso bio-climático	Especie	Abundancia media	Similitud media	Contribución (%)	Acumulación (%)
Mesomed.	<i>S. cultellata</i>	4.33	2.76	4.86	79.60
	<i>P. luteovillosa</i>	3.50	2.68	4.72	84.32
	<i>S. flagripes</i>	2.83	1.77	3.12	87.45
	<i>N. ruficeps</i>	4.67	1.66	2.92	90.37
Supramed.					
	<i>C. vicina</i>	37.33	16.96	25.86	25.86
	<i>C. vomitoria</i>	69.00	14.42	21.99	47.86
	<i>M. levida</i>	26.50	10.90	16.61	64.47
	<i>P. nigrimana</i>	11.17	7.03	10.72	75.19
	<i>M. prolapsa</i>	4.17	6.39	9.75	84.93
	<i>L. sericata</i>	2.33	2.68	4.08	89.01
	<i>H. dentipes</i>	2.00	2.52	3.85	92.86
Oromed.					
	<i>C. vomitoria</i>	10.67	20.22	45.30	45.30
	<i>C. vicina</i>	27.00	17.61	39.46	84.76
	<i>S. nemorum</i>	2.33	2.35	5.27	90.03

Tabla 6.22. (Continuación) Especies que contribuyen en mayor número a formar el agregado de dípteros sarcosaprófagos típico de primavera (considerando como tal los meses de marzo, abril y mayo de 2007) de cada piso bioclimático. Mesomed.: Mesomediterráneo, Supramed.: Supramediterráneo, Oromed.: Oromediterráneo.

Respecto a las especies que mejor diferencian los agregados típicos de cada piso bioclimático durante los meses de primavera (Tablas 6.23, 6.24 y 6.25), parece complicado discriminar claramente los agregados de los ecosistemas mesomediterráneo y supramediterráneo en base a su composición (Tabla 6.23), puesto que se solapan en numerosos puntos (Tabla 6.21). *Calliphora vomitoria* sería la especie más distintiva por su significativamente mayor abundancia en los ecosistemas supramediterráneos en relación con los mesomediterráneos (Tabla 6.23). Esa mayor abundancia en los ecosistemas supramediterráneos podría deberse no sólo a la menor temperatura media que se registra en dicho piso en relación con el mesomediterráneo (RIVAS-MARTÍNEZ *et al.*, 1987), sino también a la preferencia de *C. vomitoria* por hábitats no antrópicos (NUORTEVA, 1963), ya que es en el piso mesomediterráneo donde tiende a concentrarse la actividad humana (RIVAS-MARTÍNEZ *et al.*, 1987).

Especie	Abundancia media (M)	Abundancia media (S)	Disimilitud media	Contribución (%)	Acumulación (%)
<i>C. vomitoria</i>	9.17	69.00	3.92	8.25	8.25
<i>S. bistrigata</i>	8.17	1.33	3.18	6.71	14.96
<i>P. nigri-manana</i>	7.58	11.17	2.90	6.12	21.08
<i>S. cultellata</i>	4.33	0.00	2.73	5.75	26.83
<i>L. sericata</i>	9.83	2.33	2.70	5.68	32.51
<i>P. luteovillosa</i>	3.50	0.00	2.54	5.36	37.87
<i>M. levida</i>	14.17	26.50	2.41	5.08	42.94
<i>N. ruficeps</i>	4.67	0.50	2.26	4.76	47.70
<i>P. rudis</i>	3.67	1.50	2.07	4.37	52.07
<i>L. caesar</i>	1.42	4.83	1.98	4.17	56.24
<i>S. flagripes</i>	2.83	0.33	1.94	4.09	60.33
<i>P. vagabunda</i>	1.00	3.17	1.88	3.96	64.29
<i>H. dentipes</i>	0.42	2.00	1.62	3.41	67.70
<i>S. tuberip-erda</i>	6.50	0.00	1.53	3.21	70.91
<i>M. stabulans</i>	2.75	0.00	1.50	3.16	74.07
<i>M. prolapsa</i>	2.75	4.17	1.40	2.95	77.02
<i>P. subventa</i>	0.17	1.33	1.35	2.84	79.86
<i>C. albiceps</i>	1.25	0.17	1.28	2.70	82.56
<i>C. vicina</i>	49.00	37.33	1.08	2.28	84.84
<i>H. ignava</i>	1.33	0.17	0.95	2.00	86.85
<i>H. captiosa</i>	0.00	1.50	0.81	1.71	88.56
<i>S. variegata</i>	0.58	0.00	0.75	1.58	90.14

Figura 6.23. Especies que diferencian los agregados de dípteros sarcosaprófagos típicos de invierno (considerando como tal los meses de primavera (considerando como tal los meses de marzo, abril y mayo de 2007) en los ecosistemas localizados en los pisos mesomediterráneo (M) y supramediterráneo (S).

Especie	Abundancia media (M)	Abundancia media (O)	Disimilitud media	Contribución (%)	Acumulación (%)
<i>M. levida</i>	14.17	1.33	5.73	9.05	9.05
<i>L. sericata</i>	9.83	0.33	5.40	8.53	17.57
<i>C. vicina</i>	49.00	27.00	3.85	6.08	23.65
<i>S. bistrigata</i>	8.17	3.67	3.73	5.88	29.53
<i>P. nigri- mana</i>	7.58	4.00	3.66	5.78	35.31
<i>S. cultellata</i>	4.33	0.00	3.54	5.59	40.90
<i>P. luteovil- losa</i>	3.50	0.00	3.30	5.21	46.11
<i>P. vagabun- da</i>	1.00	12.00	3.30	5.21	51.32
<i>M. prolapsa</i>	2.75	0.00	3.15	4.97	56.29
<i>N. ruficeps</i>	4.67	0.33	2.85	4.50	60.79
<i>S. flagripes</i>	2.83	0.00	2.62	4.13	64.92
<i>S. nemorum</i>	0.75	2.33	2.48	3.91	68.83
<i>P. rudis</i>	3.67	0.00	2.24	3.54	72.36
<i>C. vomito- ria</i>	9.17	10.67	2.22	3.50	75.86
<i>M. stabu- lans</i>	2.75	0.00	1.97	3.11	78.97
<i>S. tuberip- erda</i>	6.50	0.00	1.95	3.07	82.04
<i>C. albiceps</i>	1.25	0.00	1.67	2.63	84.67
<i>S. sterco- raria</i>	0.08	2.00	1.56	2.46	87.13
<i>L. caesar</i>	1.42	0.00	1.37	2.17	89.30
<i>H. ignava</i>	1.33	0.00	1.11	1.74	91.04

Figura 6.24. Especies que diferencian los agregados de dípteros sarcosaprófagos típicos de invierno (considerando como tal los meses de primavera (considerando como tal los meses de marzo, abril y mayo de 2007) en los ecosistemas localizados en los pisos mesomediterráneo (M) y oromediterráneo (O).

Especie	Abundancia media (S)	Abundancia media (O)	Disimilitud media	Contribución (%)	Acumulación (%)
<i>M. levida</i>	26.50	1.33	7.93	13.99	13.99
<i>M. prolapsa</i>	4.17	0.00	5.03	8.88	22.87
<i>P. nigrimana</i>	11.17	4.00	4.91	8.66	31.53
<i>C. vomitoria</i>	69.00	10.67	4.41	7.78	39.31
<i>P. vagabunda</i>	3.17	12.00	4.16	7.34	46.66
<i>C. vicina</i>	37.33	27.00	4.09	7.21	53.87
<i>S. bistrigata</i>	1.33	3.67	3.24	5.71	59.58
<i>H. dentipes</i>	2.00	0.00	2.84	5.02	64.60
<i>L. sericata</i>	2.33	0.33	2.75	4.85	69.45
<i>S. nemorum</i>	0.17	2.33	2.69	4.75	74.20
<i>L. caesar</i>	4.83	0.00	2.32	4.10	78.30
<i>P. rudis</i>	1.50	0.00	2.10	3.70	82.00
<i>P. subventa</i>	1.33	0.00	2.05	3.62	85.62
<i>S. stercoraria</i>	0.33	2.00	1.94	3.43	89.05
<i>H. captiosa</i>	1.50	0.33	1.56	2.76	91.81

Figura 6.25. Especies que diferencian los agregados de dípteros sarcosaprófagos típicos de invierno (considerando como tal los meses de primavera (considerando como tal los meses de marzo, abril y mayo de 2007) en los ecosistemas localizados en los pisos supramediterráneo (S) y oromediterráneo (O).

Por otra parte, los agregados de especies de los ecosistemas oromediterráneos parecen diferenciarse bien por la poca abundancia de la especie *Muscina levida*, en comparación con los ecosistemas mesomediterráneos (Tabla 6.24) y supramediterráneos (Tabla 6.25). También la presencia de la especie *L. sericata*, abundante en los ecosistemas mesomediterráneos durante los meses de primavera, es útil para diferenciar los agregados mesomediterráneos de los oromediterráneos (Tabla 6.25) y, en menor medida, de los supramediterráneos (Tabla 6.23), mientras que la gran abundancia de *C. vomitoria* en los ecosistemas supramediterráneos vuelve a diferenciar claramente el agregado de especies de este piso bioclimático, en este caso en relación con los agregados oromediterráneos (Tabla 6.25). Por último, hay que resaltar el hecho de que la especie *P. nigrimana* es significativamente abundante durante los meses de primavera en los ecosistemas mesomediterráneos y supramediterráneos (Tabla 6.22), por lo que su presencia diferencia claramente los agregados típicos de dichos ecosistemas en relación con los agregados oromediterráneos (Tablas 6.24 y 6.25). Sin embargo, el patrón observado en verano

era muy diferente, siendo *P. nigrimana* la especie más característica y abundante de los hábitats oromediterráneos (ver apartado 6.2.1). Esta distribución estacional con preferencia por mayores alturas en la época más cálida del año parece típica de las especies termofóbicas, observándose también en las especies *C. vicina* y *C. vomitoria*, mientras que las especies termófilas presentan el comportamiento contrario (BAZ *et al.*, 2007). La diferente distribución estacional responde a una estrategia para evitar la competencia directa con otras especies, permitiendo la existencia de diferentes especies de dípteros sarcosaprófagos explotando un mismo tipo de recurso en diferentes épocas del año (HANSKI, 1987), como ya se explicó con anterioridad (ver capítulo 5). Merece la pena recordar, una vez más, que este aspecto de la biología de los insectos sarcosaprófagos no es sólo interesante desde el punto de vista ecológico, sino también desde el punto de vista aplicado de la entomología médico-legal, suponiendo una base para futuras investigaciones en esta disciplina. Poder caracterizar y diferenciar la fauna de insectos necrófagos en las diferentes estaciones supone una valiosa información para estimar el momento del año en el que ocurrió la muerte en aquellos casos en los que se encuentran insectos o sus restos asociados a cadáveres (MORETTI *et al.*, 2011). Además, la distribución preferente de las especies asociada a determinados ecosistemas, o en diferentes hábitats según la estación del año supone otra valiosa herramienta, con la que es posible conocer la procedencia o los posibles movimientos de un cadáver. (Voss *et al.*, 2009).

Conclusiones

1. Los agregados de dípteros sarcosaprófagos de los ecosistemas naturales del centro de la Península Ibérica están compuestos mayoritariamente por especies pertenecientes a las familias Calliphoridae, Muscidae, Heleomyzidae, Sarcophagidae, Piophilidae y Ulidiidae. El dominio de las familias Calliphoridae, Muscidae y Sarcophagidae coincide con los resultados de otros trabajos realizados en la Península. Además, se capturaron en este estudio numerosos ejemplares pertenecientes a las familias Phoridae, Sphaeroceridae, Carnidae y Fanniidae que quedaron sin identificar.
2. Se citan por primera vez para la fauna ibérica tres especies de dípteros sarcosaprófagos, todas ellas pertenecientes a la familia Piophilidae: *Piophila megastigmata*, *Prochyliza nigricornis* y *Thyreophora cynophila*. Además, este es el primer registro de *P. megastigmata* en la región Paleártica, y la primera captura de *T. cynophila* tras considerarse como totalmente extinta durante 160 años.
3. Se observa un sesgo significativo en las capturas a favor de las hembras en el caso de las familias Calliphoridae, Muscidae y Sarcophagidae, en concordancia con lo observado en otros trabajos. Dicho sesgo tiene su explicación en el uso de la carroña por parte de las hembras de estas familias como sustrato para ovopositar o para obtener el aporte proteínico necesario para la maduración ovárica. Por el contrario, la proporción de ambos sexos en las capturas es similar o desviada a favor

de los machos en las familias Piophilidae, Heleomyzidae y Ulidiidae. Trabajos anteriores proponen que las dos primeras familias utilizan también la carroña como lugar de encuentro, cortejo y apareamiento.

4. El método de estima de riqueza específica por extrapolación a partir de la curva de acumulación de especies aplicando la ecuación de Michaelis-Menten confirmó la representatividad de los muestreos realizados, con la curva de acumulación tendiendo a la asíntota en todas las localidades, excepto en el caso del pinar localizado en el Puerto de Navafría (localidad OPg1), donde sería necesario intensificar los muestreos. Por su parte, los métodos no paramétricos ofrecieron estimas dispares de la riqueza específica, siendo los más estables los estimadores Jackknife 1 y Chao 1. Considerando en conjunto todos los métodos utilizados para estimar la riqueza de especies se concluye que los nuestros fueron representativos y que las estimas más fiables son las que ofrece el modelo basado en la ecuación de Michaelis-Menten.
5. Los índices de Shannon y de Simpson señalan a los encinares mesomediterráneos localizados en Villanueva de Perales, Villa del Prado y Fresnedillas de la Oliva (localidades MEa2, MEg1 y MEg3) como las localidades más diversas. Consecuentemente, dichas localidades presentaron bajos índices de dominancia y altos índices de equitatividad. Por otro lado, una de las localidades menos diversas, el robledal localizado en Lozoya (localidad SRg1), fue sin embargo una de las localidades con mayor riqueza de especies, de acuerdo con la idea de que diversidad no es sinónimo de riqueza específica.
6. Respecto a la dominancia de especies, *Muscina levida* y *Calliphora vicina* fueron dos de las especies dominantes en todos los ecosistemas estudiados. Además, *Chrysomya albiceps* fue una de las especies dominantes en los encinares mesomediterráneos y supramediterráneos, *Calliphora vomitoria* lo fue en los robledales supramediterráneos y *Prochyliza nigrimana* lo fue en los pinares oromediterráneos.
7. Se encontraron correlaciones significativas entre algunas de las variables características del hábitat y la diversidad de especies. Así, la altitud, la pendiente y la radiación solar es-

tuvieron negativamente correlacionadas con la diversidad, y las dos primeras variables estuvieron además, consecuentemente, correlacionadas positivamente con la dominancia de especies. Por el contrario, la temperatura media, fuerte y negativamente correlacionada con la altitud y de la que dependen en gran medida los insectos debido a su poiquilothermia, estuvo por tanto correlacionada positivamente con la diversidad de especies y negativamente con la dominancia.

8. El mayor número de dípteros fue capturado durante el mes de julio, coincidiendo con el periodo de mayor temperatura y luminosidad, y por tanto con el periodo de mayor disponibilidad de cadáveres de pequeños mamíferos, de mayor tasa de descomposición de la carroña y de mayor actividad de los insectos. Por otro lado, el mayor número de especies se registró en los meses de julio, septiembre y abril, observándose una progresión estacional en la aparición de diferentes especies que facilitaría su coexistencia, de acuerdo con determinados autores.
9. Analizando por separado la fluctuación estacional en el número de individuos en los tres pisos bioclimáticos estudiados, se observa una reducción progresiva en el periodo óptimo de actividad de los dípteros desde el piso mesomediterráneo al oromediterráneo, coincidiendo por tanto con un aumento progresivo de la altitud. Respecto a la fluctuación estacional en el número de especies, se registró un número menor en los ecosistemas oromediterráneos en todos los meses de muestreo. El mayor número de especies en los encinares mesomediterráneos se observó en el mes de octubre, en los encinares supramediterráneos en el mes de septiembre, y en los robledales supramediterráneos y pinares oromediterráneos en el mes de julio.
10. En los ecosistemas mesomediterráneos y supramediterráneos las especies presentaron unos rangos estacionales más amplios, con especies activas todos los meses del año, que en los ecosistemas oromediterráneos, donde las condiciones ambientales son menos favorables, sin especies activas durante todo el año. Entre las especies con mayor rango estacional, *C. vicina* y *Lucilia sericata* presentaron además unos valores elevados de amplitud de nicho estacional. Por el contrario, las

especies *M. levida* y *C. vomitoria*, activas durante todo el año, presentaron una escasa amplitud de nicho estacional.

11. En el caso concreto de la especie *Prochyliza nigrimana* se observó un patrón de polimorfismo estacional paralelo a una distribución altitudinal de los morfotipos, con individuos de coloración oscura emergiendo en los meses de primavera y mayoritariamente en aquellas localidades más cálidas y situadas a menor altura, frente a los individuos de coloración clara, que emergen en los meses de verano y mayoritariamente en las localidades más frías y situadas a mayor altura.
12. Es posible diferenciar tres grandes grupos de ecosistemas según la composición de sus agregados típicos de especies, y que coinciden con los tres pisos bioclimáticos estudiados. En este sentido, los hábitats mesomediterráneos formaron un grupo más compacto. En el caso de los hábitats supramediterráneos los agregados de especies de los encinares mostraron una composición más similar a la de los encinares mesomediterráneos, mientras que los agregados de los robledales están más cercanos a los de los pinares oromediterráneos.
13. La presencia en abundante número de las especies *C. albiceps*, *Sarcophaga argyrostoma*, *Sarcophila latifrons* y *Sarcophaga lehmanni* en los hábitats mesomediterráneos y supramediterráneos diferencian claramente estos ecosistemas de los oromediterráneos. Además, las especies *Musca domestica* y *Sarcophaga cultellata* parecen ser fundamentalmente típicas de los ecosistemas mesomediterráneos, *Phaonia pallida* y *Herina gyrans* de los supramediterráneos y *Heleomyza captiosa* y *P. nigrimana* de los oromediterráneos.
14. Analizando la composición de los agregados de especies en cada una de las estaciones del año, se observa que en los meses de verano y otoño los agregados de los ecosistemas oromediterráneos son muy diferentes de los mesomediterráneos y supramediterráneos, que a su vez son más similares entre sí, pero en cualquier caso son también significativamente diferentes. Por el contrario, en los meses de invierno las diferencias significativas se encontraron sólo entre los agregados ecosistemas mesomediterráneos en comparación con los de supramediterráneos y oromediterráneos, con la composición

de los agregados de estos últimos solapando entre sí en gran parte. El patrón parece recuperarse en los meses de primavera, cuando los agregados de especies de los tres pisos bioclimáticos vuelven a ser significativamente diferentes entre sí.

Referencias

- ABASA, R. O. 1972. Water and fat content of immature and adult *Sarcophaga tibialis* (Diptera: Sarcophagidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 65 (2): 396-399.
- ADAIR, T. W. 2008. *Calliphora vicina* (Diptera: Calliphoridae) collected from a human corpse above 3400 m in elevation. *Journal of Forensic Sciences*, 53 (5): 1212-1213.
- ADAMS, Z. J. O.; HALL, M. J. R. 2003. Methods used for the killing and preservation of blowfly larvae, and their effect on post-mortem larval length. *Forensic Science International*, 138(1): 50-61.
- AMENDT, J.; KRETTEK, R.; ZEHNER, R. 2004. Forensic entomology. *Naturwissenschaften*, 91: 51-65.
- ANDERSON, G. S.; VANLAERHOVEN, S. L. 1996. Initial studies on insect succession on carrion in Southwestern British Columbia. *Journal of Forensic Sciences*, 41: 617-625.
- ARCHER, M. S. 2003. Annual variation in arrival and departure times of carrion insects at carcasses: implications for succession studies in forensic entomology. *Australian Journal of Zoology*, 51: 569-576.
- ARIAS ENCOBET, J. 1912a. Datos para el conocimiento de la distribución de los dípteros de España. *Memorias de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 7 (2): 61-246.

- ARIAS [ENCOBET], J. 1912b. Adiciones á la fauna dipterológica de España. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 12: 385-426.
- ARNALDOS, M. I.; ROMERA, E.; GARCÍA, M. D.; LUNA, A. 2001. An initial study on sarcosaprophagous Diptera (Insecta) succession on carrion in southeastern Iberian Peninsula. *International Journal of Legal Medicine*, 114: 156-162.
- ARNALDOS, M. I.; ROMERA, E.; PRESA, J. J.; LUNA, A.; GARCÍA, M. D. 2004. Studies on seasonal arthropod succession on carrion in the southeastern Iberian Peninsula. *International Journal of Legal Medicine*, 118: 197-205.
- ARNALDOS, M. I.; GARCÍA, M. D.; ROMERA, E.; PRESA, J. J.; LUNA, A. 2005. Estimation of postmortem interval in real cases based on experimentally obtained entomological evidence. *Forensic Science International*, 149: 57-65.
- ARNALDOS, M. I.; PRADO E CASTRO, C.; PRESA, J. J.; LÓPEZ-GALLEGU, E.; GARCÍA, M. D. 2006. Importancia de los estudios regionales de fauna sarcosaprófaga. Aplicación a la práctica forense. *Ciencia Forense*, 8: 63-82.
- ASPOAS, B. R. 1994. Afrotropical Sarcophagidae in a carrion fly community. *Medical and Veterinary Entomology*, 8: 292-294.
- ASHWORTH, J. R.; WALL, R. 1994. Responses of the sheep blowflies, *Lucilia sericata* and *Lucilia cuprina* to odour and the development of semiochemical baits. *Medical and Veterinary Entomology*, 8: 303-309.
- ATKINSON, W. D.; SHORROCKS, B. 1981. Competition on a divided and ephemeral resource: a simulation model. *Journal of Animal Ecology*, 50: 461-471.
- AVANCINI, R. M. P.; LINHARES, A. X. 1988. Selective attractiveness of rodent-baited traps for female blowflies. *Medical and Veterinary Entomology*, 2: 73-76.
- BÁEZ, M. 1982. Dípteros de Canarias VII: Muscinae (Dipt., Muscidae). *Vieraea*, 11 (1-2): 171-192.
- BÁEZ, M. 1983. Dípteros de Canarias XI: Phaoninae (Dip., Musci-

- dae). *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, 7: 171-188.
- BÁGUENA, L. 1952. Algunas notas sobre entomología médico-legal. *Graellsia*, 10: 67-101.
- BÄHRMANN, R. 1996. Winteraktive Zweiflüger (Insecta, Diptera, Brachycera) in Xerothermrassen Thüringens. *Studia dipterologica*, 3: 259-274.
- BARIBEAU, L.; MAIRE, A. 1983. Abundance and seasonal distribution of Tabanidae in a temperate and in a subarctic locality of Québec. *Mosquito News*, 43: 135-143.
- BARIN, A.; ARABKHAZAEI, F.; RAHBARI, S.; MADANI, S. A. 2010. The housefly, *Musca domestica*, as a possible mechanical vector of Newcastle disease virus in the laboratory and field. *Medical and Veterinary Entomology*, 24 (1): 88-90.
- BAY, D. E.; PITTS, C. W. 1976. Antennal olfactory sensilla of the face fly *Musca autumnalis* De Geer (Diptera: Muscidae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 5: 1-16.
- BAZ, A.; CIFRIÁN, B. 2007. *Catálogo de los insectos carroñeros del parque natural "Hoces del río Riaza" (Maderuelo, Montejo de la Vega de la Serrezuela y Valdevacas de Montejo – Segovia*. Estudio realizado para la Consejería de Medio Ambiente de la Comunidad Autónoma de Castilla y León (informe técnico no publicado). Alcalá de Henares. 40 pp.
- BAZ, A.; CIFRIÁN, B.; DÍAZ-ARANDA, L. M.; MARTÍN-VEGA, D. 2007. The distribution of adult blow-flies (Diptera: Calliphoridae) along an altitudinal gradient in Central Spain. *Annales de la Société Entomologique de France*, 43 (3): 289-296.
- BAZ, A.; CIFRIÁN, B.; MARTÍN-VEGA, D. 2010a. Distribution of the German Wasp (*Vespula germanica*) and the common wasp (*Vespula vulgaris*) (Hymenoptera: Vespidae) in natural habitats in central Spain as shown by carrion-baited traps. *Sociobiology*, 55 (3): 871-881.
- BAZ, A.; CIFRIÁN, B.; MARTÍN-VEGA, D.; BAENA, M. 2010b. Phytopha-

- gous insects captured in carrion-baited traps in Central Spain. *Bulletin of Insectology*, 63 (1): 21-30.
- BECK, T.; MOIR, B.; MEPPEN, T. 1985. The cost of parasites to the Australian sheep industry. *Quarterly Review of Rural Economics*, 7: 336-343.
- BEEN, T. H.; SCHOMAKER, C. H.; THOMAS, G. 1988. Olfactory sensilla on the antenna and maxillary palp of the sheep head fly *Hydrotaea viritans* (Fallén) (Diptera: Muscidae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 17: 121-133.
- BENECKE, M. 1998. Six forensic entomology cases: Description and commentary. *Journal of Forensic Sciences*, 43 (4): 797-805.
- BENECKE, M. 2001. A brief history of forensic entomology. *Forensic Science International*, 120: 2-14.
- BENTON, T. G.; BRYANT, D. M.; COLE, L.; CRICK, H. Q. P. 2002. Linking agricultural practice to insect and bird populations: a historical study over three decades. *Journal of Applied Ecology*, 39: 673-687.
- BERGERET, M. 1855. Infanticide, momification du cadaver. Découverte du cadavre d'un enfant nouveau-né dans une cheminée où il s'était momifié. Détermination de l'époque de la naissance par la présence de nimphes et de larves d'insectes dans le cadavre et par l'étude de leurs métamorphoses. *Annales d'Hygiène Publique et de Médecine Legale*, 4: 442-452.
- BERRY, R. J. 2008. Industrial melanism and peppered moths (*Biston betularia* (L.)). *Biological Journal of the Linnean Society*, 39: 301-322.
- BIANCO FARIA, L. DEL; CONDE GODOY, W. A. 2001. Prey choice by facultative predator larvae of *Chrysomya albiceps* (Diptera: Calliphoridae). *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 96 (6): 875-878.
- BLACKITH, R. E.; BLACKITH, R. M. 1990. Insect infestations of small corpses. *Journal of Natural History*, 24: 699-709.
- BLACKITH, R.; BLACKITH, R.; PAPE, T. 1997. Taxonomy and systematic of *Helicophagella* Enderlein, 1928 (Diptera, Sarcophagidae)

- with the description of a new species and a revised catalogue. *Studia dipterologica*, 4: 383-434.
- BLOCK, W.; BAUST, J. G.; FRANKS, F.; JOHNSTON, I. A.; BALE, J. 1990. Cold tolerance of insects and other arthropods (and discussion). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 326 (1237): 613-633.
- BLOCK, W.; ERZINCIOGLU, Y. Z.; WORLAND, M. R. 1988. Survival of freezing in *Calliphora* larvae. *Cryo-Letters*, 9: 86-93.
- BLOCK, W.; ERZINCIOGLU, Y. Z.; WORLAND, M. R. 1990. Cold resistance in all life stages of two blow fly species (Diptera, Calliphoridae). *Medical and Veterinary Entomology*, 4: 213-219.
- BONDURIANSKY, R. 1995. A new nearctic species of *Protopiophila* Duda (Diptera: Piophilidae), with notes on its behavior and comparison with *P. latipes* (Meigen). *The Canadian Entomologist*, 127: 859-863.
- BONDURIANSKY, R. 2003. Layered sexual selection: a comparative analysis of sexual behavior within an assemblage of piophilid flies. *Canadian Journal of Zoology*, 81: 479-491.
- BONDURIANSKY, R.; BROOKS, R. J. 1999. Reproductive allocation and reproductive ecology of seven species of Diptera. *Ecological Entomology*, 24: 389-395.
- BOONCHU, N.; SUKONTASON, K.; SUKONTASON, K. L.; CHAIWONG, T.; PI-ANGJAI, S.; VOGTSBERGER, R. C. 2004. Observations on first and second-instar larvae of *Megaselia scalaris* (Loew) (Diptera: Phoridae). *Journal of Vector Ecology*, 29 (1): 79-83.
- BRAACK, L. E. O. 1981. Visitation patterns of principal species of the insect complex at carcasses in the Kruger National Park. *Koedoe*, 24: 33-89.
- BRAACK, L. E. O. 1986. Arthropods associated with carcasses in the northern Kruger National Park. *South African Journal of Wildlife Research*, 16: 91-98.
- BRAACK, L. E. O. 1987. Community dynamics of carrion-attendant arthropods in tropical African woodland. *Oecologia*, 72: 402-409.

- BRAACK, L. E. O.; RETIEF, P. F. 1986. Dispersal, density and habitat preference of the blow-flies *Chrysomya albiceps* (Wd.) and *Chrysomya marginalis* (Wd.) (Diptera: Calliphoridae). *On-derstepoort Journal of Veterinary Research*, 53: 13-18.
- BRADSHAW, W. E. 1974. Phenology and seasonal modeling in insects. En: Lieth, H. (ed.) *Phenology and seasonality modeling*, 3.3. Springer Verlag. New York, 444 pp.
- BRAIG, H. R.; PEROTTI, M. A. 2009. Carcasses and mites. *Experimental and Applied Acarology*, 49: 45-84.
- BRAKEFIELD, P. M. 1984. Ecological studies on the polymorphic ladybird *Adalia bipunctata* in the Netherlands. II. Population dynamics, differential timing of reproduction, and thermal melanism. *Journal of Animal Ecology*, 53: 775-790.
- BRAY, J. R.; CURTIS, J. T. 1957. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, 27: 325-349.
- BROWN, B. V. 1992. Generic revision of the Phoridae of the Nearctic Region and phylogenetic classification of Phoridae, Sciadoceridae and Ironomyiidae (Diptera) Phoridae. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 164: 1-144.
- BRUMPT, E. 1933. Utilisation des larves de certaines mouches pour le traitement de l'ostéomyélites et de diverses affections chirurgicales chroniques. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparee*, 11: 403-420.
- BUCK, M. 1997. Sphaeroceridae (Diptera) reared from various types of carrion and other decaying substrates in Southern Germany, including new faunistic data on some rarely collected species. *European Journal of Entomology*, 94: 137-151.
- BUNGE, J.; FITZPATRICK, M. 1993. Estimating the number of species: A review. *Journal of the American Statistical Association*, 88: 364-373.
- BURNHAM, K. P.; OVERTON, W. S. 1978. Estimation of the size of a closed population when capture probabilities vary among animals. *Biometrika*, 65: 625-633.

- BURNHAM, K. P.; OVERTON, W. S. 1979. Robust estimation of the size of a closed population when capture probabilities vary among animals. *Ecology*, 60: 927-936.
- BYRD, J. H.; CASTNER, J. L. 2001. Insects of forensic importance. En: Byrd, J. H.; Castner, J. L. (eds.) 2001. *Forensic Entomology. The utility of arthropods in legal investigations*. CRC Press LLC. Boca Ratón. Pp: 43-78.
- CALDERÓN-ARGUEDAS, O.; TROYO, A. 2007. Evaluación del nicho ecológico de formas larvales de *Aedes aegypti* y *Culex quinquefasciatus* (Diptera: Culicidae) en una comunidad urbana de San José, Costa Rica. *Parasitología Latinoamericana*, 62: 142-147.
- CAMPOBASSO, C. P.; DI VELLA, G.; INTRONA, F. 2001. Factors affecting decomposition and Diptera colonization. *Forensic Science International*, 120 (12): 18-27.
- CAMPOBASSO, C. P.; DISNEY, R. H.; INTRONA, F. 2004. A case of *Megaselia scalaris* (Loew) (Dipt., Phoridae) breeding in a human corpse. *Aggrawal's Internet Journal of Forensic Medicine and Toxicology*, 5 (1): 3-5.
- CANDIDA, V. M.; AGATINO, R. 2004. *Piophilidae casei* L. (Diptera: Piophilidae) monitoring in cheese ripening storehouses. *IOBC/WPRS Bulletin*, 27:109-114.
- CAPRARIIS, P. DE, LINDEMANN, R. H.; COLLINS, C. M. 1976. A method for determining optimum sample size in species diversity studies. *Journal of the International Association for Mathematical Geology*, 8: 575-581.
- CARLES-TOLRÁ, M. 1992. New and interesting records of Diptera Acalyptera from Spain. Part IV: Micropezidae, Psilidae, Lonchaeidae, Otitidae, Ulidiidae, Platystomatidae, Pallopteridae and Piophilidae. *Bolletino del Museo Civico di Storia Naturale di Venezia*, 41 (1990): 207-218.
- CARLES-TOLRÁ, 2001, M. Datos taxonómicos y ecológicos de 304 especies de dípteros acalípteros (Diptera, Acalyptrata). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 28: 89-103.

- CARLES-TOLRÁ HJORTH-ANDERSEN, M. (coord.) 2002. Catálogo de los dípteros de España, Portugal y Andorra. *Monografías Sociedad Entomológica Aragonesa*, vol. 8. Zaragoza. 323 pp.
- CARLES-TOLRÁ, M. 2006. Citas nuevas de dípteros para la Península Ibérica (Diptera). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 38: 317-319.
- CARLES-TOLRÁ, M.; KAMENEVA, E. P. 2008. Nuevos datos faunísticos sobre Ulidiidae de España y Portugal. *Heteropterus Revista de Entomología*, 8 (1): 47-51.
- CARLES-TOLRÁ, M.; RODRÍGUEZ, P. C.; VERDÚ, J. 2010. *Thyreophora cynophila* (Panzer, 1794): collected in Spain 160 years after it was thought to be extinct (Diptera: Piophilidae: Thyreophorini). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 46: 1-7.
- CARVALHO, C. J. B. DE; MELLO-PATIU, C. A. DE. 2008. Key to the adults of the most common forensic species of Diptera in South America. *Revista Brasileira de Entomologia*, 52 (3): 390-406.
- CARVALHO, L. M. L.; THYSSEN, P. J.; LINHARES, A. X.; PALHARES, F. A. B. 2000. A checklist of arthropods associated with pig carrion and human corpses in southeastern Brazil. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 95: 135-138.
- CASTILLO MIRALBES, M. 2002. Estudio de la entomofauna asociada a cadáveres en el Alto Aragón (España). *Monografías Sociedad Entomológica Aragonesa*, 6: 1-94.
- CENTENO, N. 1998. Extensión del rango distribucional de *Chrysomya* spp. en la Argentina (Diptera: Calliphoridae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 57 (1-4): 137-138.
- CHAO, A. 1984. Non-parametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistics*, 11: 265-270.
- CHAO, A. 2005. Species richness estimation. En: Balakrishnan, N.; Read, C. B.; Vidakovic, B. (eds.) 2005. *Encyclopedia of Statistical Sciences*. Wiley. New York. Pp: 7909-7916.
- CHAO, A.; LEE, S. M. 1992 Estimating the number of classes via sample coverage. *Journal of the American Statistical Association*,

87: 210-217.

- CHAO, A.; MA, M.-C.; YANG, M. C. K. 1993. Stopping rules and estimation for recapture debugging with unequal failure rates. *Biometrika*, 80: 193-201.
- CHAZDON, R. L.; COLWELL, R. K.; DENSLOW, J. S.; GUARIGUATA, M. R. 1998. Statistical methods for estimating species richness of woody regeneration in primary and secondary rain forests of NE Costa Rica. En: Dallmeier, F.; Comiskey, J. A. (eds.) 1998. *Forest biodiversity research, monitoring and modeling: Conceptual background and Old World case studies*. Parthenon Publishing. Paris. Pp: 285-309.
- CHEN, X. -L.; KAMENEVA, E. P. 2007. A review of *Physiphora* Fallén (Diptera: Ulidiidae) from China. *Zootaxa*, 1398: 15-28.
- CHEN, X. -L.; KAMENEVA, E. P. 2009. A review of *Ulidia* Meigen (Diptera: Ulidiidae) from China. *Zootaxa*, 2175: 42-50.
- CLARK, K.; EVANS, L.; WALL, R. 2005. Growth rates of the blowfly, *Lucilia sericata*, on different body tissues. *Forensic Science International*, 156(2): 145-149.
- CLARKE, K. R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18: 117-143.
- CLARKE, K. R.; GORLEY, R. N. 2001. PRIMER v5: User manual/tutorial. PRIMER-E, Plymouth.
- CLARKE, K. R.; SOMMERFIELD, P.; CHAPMAN, M. 2006. On resemblance measures for ecological studies, including taxonomic dissimilarities and zero-adjusted Bray-Curtis coefficient for denuded assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 330: 55-80.
- CLENCH, H. 1979. How to make regional lists of butterflies: Some thoughts. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 33 (4): 216-231.
- CLUSELLA TRULLAS, S.; VAN WYK, J. H.; SPOTILLA, J. R. 2007. Thermal melanism in ectotherms. *Journal of Thermal Biology*, 32: 235-245.

- COLWELL, R. K. 2005. *EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 7.5*. Disponible en: <http://viceroy.eeb.ucom.edu/estimates>
- COLWELL, R. K.; CODDINGTON, J. A. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series Biological Sciences*, 345: 101-118.
- COLWELL, R. K.; FUTUYMA, D. J. 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology*, 52 (4): 567-576.
- COLWELL, R. K.; MAO, C. X.; CHANG, J. 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology*, 85(10): 2717-2727.
- COURTNEY, G. W.; PAPE, T.; SKEVINGTON, J. H.; SINCLAIR, B. J. 2009. Biodiversity of Diptera. En: Footit, R. G.; Adler, P. H. *Insect Biodiversity: Science and Society*. Wiley-Blackwell. Chichester. Pp.: 185-222.
- CRAGG, J. B.; COLE, P. 1952. Diapause in *Lucilia sericata* (Mg.) Diptera. *Journal of Experimental Biology*, 29: 600-604.
- D'ASSIS FONSECA, E. C. M. 1968. Diptera Cyclorrapha Calyptrata. Section (b) Muscidae. *Handbooks for the identification of British insects – Royal Entomological Society of London*, 10 (4b): 1-118.
- DAGET, P. 1977. Le bioclimat méditerranéen: caracteres généraux, modes de caractérisation. *Vegetatio*, 34: 1-20.
- DANKS, H. V. 1978. Modes of seasonal adaptations in insects. I. Winter survival. *Canadian Entomologist*, 110: 1167-1205.
- DANKS, H. V. 2006. Short life cycles in insects and mites. *Canadian Entomologist*, 138: 407-463.
- DAVIES, L. 1999. Seasonal and spatial changes in blowfly production from small and large carcasses at Durham in lowland north-east England. *Medical and Veterinary Entomology*, 13: 245-251.
- DAVIES, L.; LAURENCE, B. R. 1992. The distribution of *Calliphora* spe-

- cies in Britain and Ireland (Dipt., Calliphoridae). *Entomologist's Monthly Magazine*, 128: 207-213.
- DAVIES, L.; RATCLIFFE, G. G. 1994. Development rates of some pre-adult stages in blowflies with reference to low temperatures. *Medical and Veterinary Entomology*, 8: 245-254.
- DAY, D. M.; WALLMAN, J. F. 2008. Effect of preservative solutions on preservation of *Calliphora augur* and *Lucilia cuprina* larvae (Diptera: Calliphoridae) with implications for post-mortem interval estimates. *Forensic Science International*, 179(1): 1-10.
- DELIBES DE CASTRO, M. 2001. *Vida. La naturaleza en peligro*. Temas de Hoy. Madrid. 317 pp.
- DELY-DRASKOVITS, Á.; MIHÁLYI, F. 1972. Systematische und ökologische Untersuchungen an den in Ungarn als Schädlinge der Hutpilze auftretenden Fliegen, III. Anthomyiidae, Muscidae (Diptera). *Annales historico-naturales Musei Nationalis Hungarici*, 64: 323-329.
- DENNO, R. F.; COTHMAN, W. R. 1975. Niche relationships of a guild of necrophagous flies. *Annals of the Entomological Society of America*, 68 (4): 741-754.
- DETHIER, V. G. 1947. The role of the antennae in the orientation of carrion beetles to odors. *Journal of the New York Entomological Society*, 55: 285-293.
- DEVIAULT, T. L.; RHODES, JR., O. E.; SHIVIK, J. A. 2003. Scavenging by vertebrates: behavioral, ecological and evolutionary perspectives on an important energy transfer pathway in terrestrial ecosystems. *Oikos*, 102: 225-234.
- DHANG, C. C.; CHIN, H. C.; MCALPINE, D.; KURAHASHI, H.; AHMAD, N. W.; MARWI, M. A.; JEFFERY, J.; LIM, L. H.; OMAR, B.; SOFIAN-AZIRUN, M. 2008. First report of the signal fly, *Scholastes* sp. (Diptera: Platystomatidae) visiting animal carcasses in Malaysia. *Tropical Biomedicine*, 25 (3): 264-266.
- DIDHAM, R. K.; GHAZOUL, J.; STORK, N. E.; DAVIS, J. 1996. Insects in fragmented forests: a functional approach. *Trends in Ecology*

- and Evolution*, 11: 255-260.
- DIRRIGL, JR., F. J.; GREENBERG, B. 1995. The utility of insect remains to assessing human burials: a Connecticut case study. *Archaeology of Eastern North America*, 23: 1-7.
- DISNEY, R. H. L. 1990a. Some myths and the reality of scuttle fly biology. *Antenna*, 14: 64-67.
- DISNEY, R. H. L. 1990b. Problem genera close to *Megaselia* (Diptera: Phoridae). *British Journal of Entomology and Natural History*, 3: 11-22.
- DISNEY, R. H. L. 1996. Continuing the debate relating to the phylogenetic reconstruction of the Phoridae (Diptera). *Giornale Italiano di Entomologia*, 7 (1994): 103-107.
- DISNEY, R. H. L. 1998. Family Phoridae. En: Papp, L.; Darvas, B. (eds.) 1998. *Contributions to a manual of Palearctic Diptera 3 (Higher Brachycera)*. Science Herald. Budapest. Pp: 52-79.
- DISNEY, R. H. L.; MUNK, T. 2004. Potential use of Braconidae (Hymenoptera) in forensic cases. *Medical and Veterinary Entomology*, 18: 442-444.
- DODGE, H. R.; SEAGO, J. M. 1954. Sarcophagidae and other Diptera taken by trap and net on Georgia mountain summits in 1952. *Ecology*, 35 (1): 50-59.
- DOMÍNGUEZ MARTÍNEZ, J.; GÓMEZ FERNÁNDEZ, L. 1957. Observaciones en torno a la entomología tanatológica. Aportación experimental al estudio de la fauna cadavérica. *Revista Ibérica de Parasitología*, 17 (1): 3-30.
- DOMÍNGUEZ MARTÍNEZ, J.; GÓMEZ FERNÁNDEZ, L. 1963. Momificación cadavérica particularmente rápida, operada bajo la acción de numerosas larvas de *Chrysomya albiceps* Wiedemann, 1819. *Revista Ibérica de Parasitología*, 23: 43-62.
- DUDA, O. 1924. Revision der europäischen u. grönländischen sowie einiger südostasiat. Arten der Gattung *Piophil*a Fallén (Dipteren). *Konowia*, 3: 97-113.
- DUNN, R. R. 2005. Modern insect extinctions, the neglected majority.

- Conservation Biology*, 19: 1030-1036.
- ERWIN, T. L. 1991. How many species are there?: Revisited. *Conservation Biology*, 5 (3): 330-333.
- ERZINCIOGLU, Y. Z. 1987. The larvae of some blowflies of medical and veterinary importance. *Medical and Veterinary Entomology*, 1: 121-125.
- EVENHUIS, N. L. 1989. Appendix I. Diptera of Antarctica and Subantarctic Islands. En: Evenhuis, N. L. (ed.) 1989. *Catalog of the Diptera of the Australasian and Oceanic Regions*. Bishop Museum Press & E. J. Brill. Honolulu & Leiden. Pp: 797-804.
- FALCOZ, L. 1921. Notes sur divers insectes fongicoles. *Miscellanea Entomologica*, 25 (8): 57-62.
- FALQUETO, S. A.; VAZ-DE-MELLO, F. Z.; SCHOEREDER, J. H. 2005. Are fungivorous Scarabeidae less specialist? *Ecología Austral*, 15: 17-22.
- FERNÁNDEZ-GONZÁLEZ, F. 1991. La vegetación del valle del Paular (Sierra de Guadarrama, Madrid), I. *Lazarro*, 12: 153-272.
- FIEDLER, A.; HALBACH, M.; SINCLAIR, B.; BENECKE, M. 2008. What is the edge of a forest? A diversity analysis of adult Diptera found on decomposing piglets inside and on the edge of a Western German woodland inspired by a courtroom question. *Entomologie heute*, 20: 173-191.
- FISHER, P.; WALL, R.; ASHWORTH, J. R. 1998. Attraction of the sheep blowfly, *Lucilia sericata* (Diptera: Calliphoridae) to carrion bait in the field. *Bulletin of Entomological Research*, 88: 611-616.
- FONTAINE, B.; BOUCHET, P.; VAN ACHTERBERG, K. *et al.* 2007. The European union's 2010 target: putting rare species in focus. *Biological Conservation*, 139: 167-185.
- FREIDBERG, A. 1981. Taxonomy, natural history and immature stages of the bone-skipper, *Centrophlebomyia furcata* (Fabricius) (Diptera: Piophilidae: Thyreophorina). *Entomologica scandinavica*, 12: 320-326.

- FRENEY, M. R. 1932. The chemical treatment of baits for attracting blowflies. I. *Journal of the Council for Scientific and Industrial Research of Australia*, 5: 94-97.
- FROST, C. L.; BRAIG, H. R.; AMENDT, J.; PEROTTI, M. A. 2010. Indoor arthropods of forensic importance: insects associated with indoor decomposition and mites as indoor markers. En: Amendt, J.; Goff, M. L.; Campobasso, C. P.; Grassberger, M. (eds.). *Current concepts in Forensic Entomology*. Springer Netherlands, Dordrecht. Pp.: 93-108.
- FULLER, M. E. 1934. Sheep blowfly investigations – Some field tests of baits treated with sodium sulphide. *Journal of the Council for Scientific and Industrial Research of Australia*, 7: 147-149.
- GARCÍA-MONTERO, L. G.; PÉREZ ANDUEZA, G.; DÍAZ, P.; MANJÓN, J. L. 2004. Contribución al conocimiento ecológico de los dípteros fitófagos (Diptera: Heleomyzidae) de las trufas en España. *Boletín de Sanidad Vegetal. Plagas*, 30 (4): 679-683.
- GARCÍA-DE LA PEÑA, C.; GADSDEN, H.; CONTRERAS-BALDERAS, A. J.; CASTAÑEDA, G. 2007. Ciclos de actividad diaria y estacional de un gremio de saurios en las dunas de arena de Viesca, Coahuila, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 78: 141-147.
- GIBBS, J. P.; STANTON, E. J. 2001. Habitat fragmentation and arthropod community change: carrion beetles, phoretic mites, and flies. *Ecological Applications*, 11 (1): 79-85.
- GIBSON, G.; TORR, S. J. 1999. Visual and olfactory responses of hematophagous Diptera to host stimuli. *Medical and Veterinary Entomology*, 13: 2-23.
- GÓMEZ FERNÁNDEZ, L. 1953. Los primeros estados de las larvas de las miasis humanas en el G. *Calliphora* (Diptera Cyclorrapha). *Revista Ibérica de Parasitología*, 13 (3): 259-288.
- GÓMEZ FERNÁNDEZ, L. 1958. Los primeros estados de las larvas de las miasis humanas en el G. *Phaenitia* (*Lucilia*) Diptera Cyclorrapha. *Revista Ibérica de Parasitología*, 18 (1): 19-50.

- GÓMEZ-GÓMEZ, A., DÍAZ-ARANDA, L. M.; MICHELSEN, V. 2009. Rediscovery of *Centrophlebomyia furcata* (Fabricius, 1794) (Diptera: Piophilidae) in Europe. *Studia dipterologica*, 15 (2008): 237-241.
- GÓMEZ-GÓMEZ, A.; MARTÍN-VEGA, D.; BOTÍAS-TALAMANTES, C.; BAZ, A.; DÍAZ-ARANDA, L. M. 2007. La entomología forense en España: pasado, presente y perspectivas de futuro. *Cuadernos de Medicina Forense*, 13 (47): 21-31.
- GÓMEZ-GÓMEZ, A.; MARTÍN-VEGA, D.; TSCHORSNIG, H. -P.; BAZ, A.; CIFRIÁN, B.; DÍAZ-ARANDA, L. M. 2010. Tachinids associated with carrion in the centre of the Iberian Peninsula (Diptera: Tachinidae). *Entomologia Generalis*, 32: 217-226.
- GONZÁLEZ-OREJA, J. A.; GARBISU, C.; MENDARTE, S.; IBARRA, A.; ALBIZU, I. 2010. Assessing the performance of nonparametric estimators of species richness in meadows. *Biodiversity and Conservation*, 19(5): 1417-1436.
- GONZÁLEZ MORA, D. 1989. Los Calliphoridae de España, II: Calliphorini. *Eos*, 65 (1): 39-59.
- GONZÁLEZ-MORA, D.; PERIS, S. V. 1988. Los Calliphoridae de España, 1: Rhiniinae y Chrysomyinae. *Eos*, 64: 91-139.
- GONZÁLEZ MORA, D.; PERIS, S. V.; SÁNCHEZ PÉREZ, J. D. 1990. Un caso de entomología forense. *Revista Española de Medicina Legal*, 17 (62-63): 19-21.
- GORDO, O.; SANZ, J. J. 2005. Phenology and climate change: a long-term study in a Mediterranean locality. *Oecologia*, 146: 484-495.
- GOTELLI, N. J.; COLWELL, R. K. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4: 379-391.
- GOULSON, D.; DERWENT, L. C.; HANLEY, M. E.; DUNN, D. W.; ABOLINS, S. R. 2005. Predicting calyptrate fly populations from the weather, and probable consequences of climate change. *Journal of Applied Ecology*, 42: 795-804.
- GRAELLS, M. 1886. Entomología judicial. *Revista de los Progresos de*

las Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, 21: 458-471.

- GRAHAM, B. R. J.; KELLY, R. F. 1971. Microorganisms as inducers of oviposition for the cheese skipper, *Piophilha casei* (L.) Diptera. *Journal of Milk and Food Technology*, 34 (8): 410-415.
- GRASSBERGER, M.; FRANK, C. 2004. Initial study of arthropod succession on pig carrion in a Central European urban habitat. *Journal of Medical Entomology*, 41 (3): 511-523.
- GRASSBERGER, M.; FRIEDRICH, E.; REITER, C. 2003. The blowfly *Chrysomya albiceps* (Wiedemann) (Diptera: Calliphoridae) as a new forensic indicator in central Europe. *International Journal of Legal Medicine*, 117: 75-81.
- GREENBERG, B. 1970. Species distribution of new structures on fly antennae. *Nature*, 228: 1338-1339.
- GREENBERG, B. 1971. *Flies and disease. I. Ecology, classification and biotic associations*. University Press Princeton. Princeton. 856 pp.
- GREENBERG, B. 1973. *Flies and disease. II. Biology and disease transmission*. University Press Princeton. Princeton. 447 pp.
- GREENBERG, B. 1991. Flies as forensic indicators. *Journal of Medical Entomology*, 28 (5): 565-577.
- GREENBERG, B. 1998. Reproductive status of some overwintering domestic flies (Diptera: Muscidae and Calliphoridae) with Forensic Implications. *Annals of the Entomological Society of America*, 91 (6): 818-820.
- GREGOR, F.; ROZKOŠNÝ, R.; BARTÁK, M.; VAŇHARA, J. 2002. *The Muscidae (Diptera) of Central Europe*. Masaryk University. Brno. 280 pp.
- GRIFFITHS, C.; CARTER, J. B.; OVEREND, J. 1984. *Phaonia signata* (Meigen) (Diptera: Muscidae) larvae predatory upon leatherjackets, *Tipula paludosa* (Meigen) (Diptera: Tipulidae) larvae. *Entomological Gazette*, 35: 53-56.
- GUEVARA POZO, D.; GÓMEZ FERNÁNDEZ L. 1955. Aportación a la diagnosis diferencial entre larvas de tercer estado de los géneros

- Calliphora y Lucilia. Revista Ibérica de Parasitología*, Tomo Extraordinario: 971-976.
- GUPTA, A.; SETIA, P. 2004. Forensic Entomology: Past, present and future. *Aggrawal's Internet Journal of Forensic Medicine and Toxicology*, 5 (1): 50-53.
- HAGLUND, W. D.; REAY, D. T.; SWINDLER, D. R. 1989. Canid scavenging/disarticulation sequence of human remains in the Pacific Northwest. *Journal of Forensic Sciences*, 34 (3): 587-606.
- HÄGVAR, S. 2010. A review of Fennoscandian arthropods living on and in snow. *European Journal of Entomology*, 107: 281-298.
- HÄGVAR, S.; GREVE, L. 2003. Winter active flies (Diptera, Brachycera) recorded on snow – a long-term study in south Norway. *Studia dipterologica*, 10 (2): 401-421.
- HALL, M. J. R.; HUTCHINSON, R. A.; FARKAS, R.; ADAMS, Z. J. O.; WYATT, N. P. 2003. A comparison of Lucitraps® and sticky targets for sampling the blowfly *Lucilia sericata*. *Medical and Veterinary Entomology*, 17: 280-287.
- HALL, M.; WALL, R. 1995. Myiasis of humans and domestic animals. *Advances in Parasitology*, 35: 257-334.
- HALL, J. P. W.; WILLMOTT, K. R. 2000. Patterns of feeding behavior in adult male Riodinid butterflies and their relationship to morphology and ecology. *Biological Journal of the Linnean Society*, 69: 1-23.
- HAMER, K. C.; HILL, J. K.; BENEDICK, S.; MUSTAFFA, N.; CHEY, V. K.; MARYATI, M. 2006. Diversity and ecology of carrion and fruit-feeding butterflies in Bornean rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 22 (1): 25-33.
- HANSKI, I. 1987. Carrion fly community dynamics: patchiness, seasonality and coexistence. *Ecological Entomology*, 12: 257-266.
- HANSKI, I.; KUUSELA, S. 1977. An experiment on competition and diversity in the carrion fly community. *Annales Entomologici Fennici*, 43: 108-115.

- HANSKI, I.; KUUSELA, S. 1980. The structure of carrion fly communities: differences in breeding seasons. *Annales Zoologici Fennici*, 17: 185-190.
- HANSKI, I.; NUORTEVA, P. 1975. Trap survey of flies and their diel periodicity in the subarctic Kevo Nature Reserve, northern Finland. *Annales Entomologici Fennici*, 41 (2): 56-64.
- HARRISON, R. A. 1960. A revision of the genus *Protopiophila* Duda (Diptera: Piophilidae). *Proceedings of the Royal Entomological Society of London (B)*, 29 (1-2): 1-6.
- HAYES, E. J.; WALL, R.; SMITH, K. E. 1999. Mortality rate, reproductive output, and trap response bias in populations of the blowfly *Lucilia sericata*. *Ecological Entomology*, 24: 300-307.
- HELTSCHKE, J. F.; FORRESTER, N. E. 1983. Estimating species richness using the Jackknife procedure. *Biometrics*, 39(1): 1-11.
- HOCHBERG, M. E.; PICKERING, J.; GETZ, W. M. 1986. Evaluation of phenology models using field data: Case study for the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*, and the blue alfalfa aphid, *Acyrtosiphon kondoi* (Homoptera: Aphididae). *Environmental Entomology*, 15: 227-231.
- HORTAL, J.; BORGES, P. A. V.; GASPAR, C. 2006. Evaluating the performance of species richness estimators: sensitivity to sample grain size. *Journal of Animal Ecology*, 75: 274-287.
- HOUGHTON, R. A. 1994. The worldwide extent of land-use change. *Bioscience*, 44 (5): 305-313.
- HUGHES, R. D. 1974. Variation in the population of different reproductive stages of female bush flies *Musca vetustissima* Wlk. (Diptera, Muscidae) in bait catches as cause of error in population estimates. *Bulletin of Entomological Research*, 64: 65-71.
- HWANG, C.; TURNER, B. D. 2005. Spatial and temporal variability of necrophagous Diptera from urban to rural areas. *Medical and Veterinary Entomology*, 19: 379-391.
- IMAI, C. 1984. Population dynamics of houseflies, *Musca domestica*, on experimentally accumulated refuse. *Researches on Popu-*

lation Ecology, 26: 353-362.

- INTRONA, F.; CAMPOBASSO, C. P.; DI FAZIO, A. 1998. Three case studies in forensic entomology from southern Italy. *Journal of Forensic Sciences*, 43 (1): 210-214.
- IVES, A. R. 1988. Covariance, coexistence and the population dynamics of two competitors using a patchy resource. *Journal of Theoretical Biology*, 133 (3): 345-361.
- IVES, A. R. 1991. Aggregation and coexistence in a carrion fly community. *Ecological Monograph*, 61 (1): 75-94.
- IVES, A. R.; MAY, R. M. 1985. Competition within and between species in a patchy environment: relations between microscopic and macroscopic models. *Journal of Theoretical Biology*, 115: 65-92.
- IZCO, J. 1984. *Madrid verde*. Ed. Instituto de Estudios Agrarios, Pesqueros y Alimentarios. Madrid. 517 pp.
- JAMES, M. T. 1947. The flies that causes myiasis in man. *United States Department of Agriculture Miscellaneous Publications*, 631: 1-175.
- JIMÉNEZ-VALVERDE, A.; HORTAL, J. 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología*, 8: 151-161.
- JIMÉNEZ-VALVERDE, A.; LOBO, J. M. 2004. Un método sencillo para seleccionar puntos de muestreo con el objeto de inventariar taxones hiperdiversos: El caso práctico de las familias Araneidae y Thomisidae (Araenae) en la Comunidad de Madrid, España. *Ecología*, 18: 297-308.
- JIMÉNEZ-VALVERDE, A.; MARTÍN CANO, J.; MUNGUIRA, M. L. 2004. Patrones de diversidad de la fauna de mariposas del Parque Nacional de Cabañeros y su entorno (Ciudad Real, España central) (Lepidoptera, Papilionoidea, Hesperioidea). *Animal Biodiversity and Conservation*, 27(2): 15-24.
- JONCKHEERE, I.; FLECK, S.; NACKAERTS, K.; MUYS, B. P.; COPPIN, P.; BARET, F. 2004. Review of methods for in situ leaf area index determination. Part I. Theories, sensors and hemispheri-

- cal photography. *Agricultural and Forest Meteorology*, 121: 19-35.
- JONG, G. D. DE; CHADWICK, J. W. 1999. Decomposition and arthropod succession on exposed rabbit carrion during summer at high altitudes in Colorado, USA. *Journal of Medical Entomology*, 36: 833-845.
- JOST, L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos*, 113: 363.
- JOST, L. 2007. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*, 88: 2427-2439.
- KAMENEVA, E. P. 2007. A new species of *Herina* (Diptera, Ulidiidae) from Switzerland, with a key to European species and notes on nomenclature and distribution. *Vestnik zoologii*, 41 (5): 405-421.
- KAMENEVA, E. P. 2008. New and little-known Ulidiidae (Diptera, Tephritoidea) from Europe. *Vestnik zoologii*, 42 (5): 45-72.
- KANESHRAJA, G.; TURNER, B. 2004. *Calliphora vicina* larvae grow at different rates on different body tissues. *International Journal of Legal Medicine*, 118: 242-244.
- KEATING, K. A.; QUINN, J. F. 1998. Estimating species richness: the Michaelis-Menten model revisited. *Oikos*, 81 (2): 411-416.
- KELLERT, S. R. 1993. Values and perceptions of invertebrates. *Conservation Biology*, 7(4): 845-855.
- KEMP, W. P.; ONSAGER, J. A. 1986. Rangeland grasshoppers (Orthoptera: Acrididae): Modelling phenology of natural populations of six species. *Environmental Entomology*, 15: 924-930.
- KENTNER, E.; STREIT, B. 1990. Temporal distribution and habitat preference of congeneric insect species found at rat carrion. *Pedobiologia*, 34: 347-359.
- KIM, K. C. 1993. Biodiversity, conservation and inventory: why insects matter. *Biodiversity and Conservation*, 2: 191-214.
- KINGSOLVER, J. G. 1989. Weather and the population dynamics of insects: integrating physiological and population ecology.

Physiological Zoology, 62 (2): 314-334.

- KOČÁREK, P. 2001. Diurnal activity rhythms and niche differentiation in a carrion beetle assemblage (Coleoptera: Silphidae) in Opava, the Czech Republic. *Biological Rhythm Research*, 32 (4): 431-438.
- KOMAR, D. A. 1998. Decay rates in a cold climate region: a review of cases involving advanced decomposition from the medical examiner's office in Edmonton, Alberta. *Journal of Forensic Sciences*, 43 (1): 57-61.
- KOUKI, J.; HANSKI, I. 1995. Population aggregation facilitates coexistence of many competing carrion fly species. *Oikos*, 72: 223-227.
- KRIVOSHEINA, N. P. 2008. Macromycete fruit bodies as a habitat for dipterans (Insecta, Diptera). *Entomological Review*, 88 (7): 778-792.
- KULSHRESTHA, P.; SATPATHY, D. K. 2001. Use of beetles in forensic entomology. *Forensic Science International*, 120: 15-17.
- KUUSELA, S.; HANSKI, I. 1982. The structure of carrion fly communities. *Holarctic Ecology*, 5: 337-348.
- LADLE, R.; JEPSON, P.; JENNINGS, S.; MALHADO, A. C. M. 2009. Caution with claims that a species has been rediscovered. *Nature*, 461: 723.
- LECHA-MARZO, A. 1917. *Tratado de autopsias y embalsamientos*. Los Progresos de la Clínica. Madrid. Pp.: 79-90.
- LECLERCQ, M. 1978. Entomologie et Médecine Légale. Datation de la mort. Masson. Paris. 100 pp.
- LEFEBVRE, F.; GAUDRY, E. 2009. Forensic entomology: a new hypothesis for the chronological succession pattern of necrophagous insect on human corpses. *Annales de la Société Entomologique de France*, 45: 377-392.
- LERTTHAMNONGTHAM, S.; SUKONTASON, K. L.; SUKONTASON, K.; PI-ANGJAI, S.; CHOOCHOTE, W.; VOGTSBERGER, R. C.; OLSON, J. K. 2003. Seasonal fluctuations in populations of the two most fo-

- rensically important fly species in northern Thailand. *Annals of Tropical Medicine & Parasitology*, 97 (1): 87-91.
- LEVINS, R. 1968. *Evolution in changing environment*. Princeton University Press. Princeton. 120 pp.
- LEWIS, C. T. 1971. Superficial sense organs of the antennae of the fly *Stomoxys calcitrans*. *Journal of Insect Physiology*, 48: 997-1008.
- LLOYD, M.; GHELARDI, R. J. 1964. A table for calculating the “equitability” component of species diversity. *Journal of Animal Ecology*, 33: 217-225.
- LOMOLINO, M. V. 2001. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology & Biogeography*, 10: 3-13.
- LOPES DE CARVALHO, L.; LINHARES, A. 2001. Seasonality of insect succession and pig carcass decomposition in a natural forest area in southeastern Brazil. *Journal of Forensic Sciences*, 46 (3): 604-608.
- MACHADO DA SILVA, N.; DA CONCEIÇÃO FANTINEL, C.; DA SILVA VALENTE, V. L.; VALIATI, V. H. 2005. Ecology of colonizing populations of the figfly *Zaprionus indianus* (Diptera, Drosophilidae) in Porto Alegre, Southern Brazil. *Iheringia, Série Zoologia*, 95 (3): 233-240.
- MACLEOD, J. 1956. A preliminary experiment on the local distribution of blowflies. *Journal of Animal Ecology*, 25(2): 303-318.
- MACLEOD, J.; DONNELLY, J. 1962. “Microgeographic aggregations in blowfly populations”. *The Journal of Animal Ecology*, 31(3): 525-543.
- MACQUART, J. P. M. 1835. *Histoire Naturelle des Insectes. Dipteres, Vol. 2*. E. Schweizerbart, París. 710 pp.
- MAGURRAN, A. E. 2004. *Measuring biological diversity*. Wiley – Blackwell. London. 256 pp.
- MAJERUS, M. E. N. 1998. *Melanism: Evolution in action*. Oxford University Press. Oxford. 370 pp.

- MANI, G. S. 1981. Conditions for balanced polymorphism in the presence of differential delay in developmental time. *Theoretical Population Biology*, 20: 363-393.
- MANLOVE, J. D.; DISNEY, R. H. L. The use of *Megaselia abdita* (Diptera: Phoridae) in forensic entomology. *Forensic Science International*, 175: 83-84.
- MANN, R. W.; BASS, W. M.; MEADOWS, B. A. 1990. Time since death and decomposition of the human body: variables and observations in case and experimental field studies. *Journal of Forensic Sciences*, 35 (1): 103-111.
- MAO, C. X.; COLWELL, R. K.; CHANG, J. 2005. Estimating the species accumulation curve using mixtures. *Biometrics*, 61: 433-441.
- MARAÑÓN, T.; CAMARERO, J. J.; CASTRO, J.; DÍAZ, M.; ESPELTA, J. M.; HAMPE, A.; JORDANO, P.; VALLADARES, F.; VERDÚ, M.; ZAMORA, R. 2004. Heterogeneidad ambiental y nicho de regeneración. En: Valladares, F. 2004. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid. Pp: 69-99.
- MARCHENKO, M. I. 2001. Medicolegal relevance of cadaver entomofauna for the determination of the time of death. *Forensic Science International*, 120: 89-109.
- MARGALIDA, A.; DONÁZAR, J. A.; CARRETE, M.; SÁNCHEZ-ZAPATA, J. A. 2010. Sanitary versus environmental policies: fitting together two pieces of the puzzle of European vulture conservation. *Journal of Applied Ecology*, 47: 931-935.
- MARILUIS, J. C. 1983. Presencia del género *Chrysomya* Robineau-Desvoidy, 1830, en la región neotropical (Calliphoridae, Chrysomyinae, Chrysomyini). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 42: 141-142.
- MARTÍN-ALBALADEJO, C. 2005. Registrando la biodiversidad. *Boletín de la Asociación española de Entomología*, 29 (1-2): 11-27.
- MARTÍN-VEGA, D.; BAZ, A. 2010a. Datos sobre Dermaptera capturados en trampas cebadas con carroña en el centro de la Península Ibérica. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*

sa, 46: 571-573.

- MARTÍN-VEGA, D.; BAZ, A. 2010b. *Prochyliza nigricornis* (Meigen, 1826) (Diptera: Piophilidae): nueva especie para la fauna de la Península Ibérica. *Boletín de la Asociación española de Entomología*, 34 (1-2): 249-251.
- MARTÍN-VEGA, D.; BAZ, A. 2011. Variation in the colour of the necrophagous fly, *Prochyliza nigrimana* (Diptera: Piophilidae): A case of seasonal polymorphism. *European Journal of Entomology*, 108 (2): 231-234.
- MARTÍN-VEGA, D.; BAZ, A.; MICHELSEN, V. 2010a. Back from the dead: *Thyreophora cynophila* (Panzer, 1798) (Diptera: Piophilidae) 'globally extinct' fugitive in Spain. *Systematic Entomology*, 35: 607-613.
- MARTÍN-VEGA, D.; GÓMEZ-GÓMEZ, A.; BAZ, A. 2010b. The Austrian Piophilidae (Diptera) in the collection of the National Museum of Natural Sciences of Madrid, Spain. *Beiträge zur Entomofaunistik*, 11: 9-12.
- MARTÍN-VEGA, D.; GÓMEZ-GÓMEZ, A.; BAZ, A.; DÍAZ-ARANDA, L. M. 2011. New piophilid in town: the first Palearctic record of *Piophila megastigmata* and its coexistence with *Piophila casei* in central Spain. *Medical and Veterinary Entomology*, 25: 64-69.
- MARTÍN-VEGA, D.; GÓMEZ-GÓMEZ, A.; BAZ, A. (En prensa). The 'coffin fly' *Conicera tibialis* (Diptera: Phoridae) breeding on buried human remains after a postmortem interval of 18 years. *Journal of Forensic Sciences*, en prensa.
- MARTÍNEZ, E.; DUQUE, P.; WOLFF, M. 2007. Succession pattern of carrion-feeding insects in Paramo, Colombia. *Forensic Science International*, 166: 182-189.
- MARTÍNEZ-SÁNCHEZ, A.; MARCOS-GARCÍA, M. A.; ROJO, S. 1999. Nuevos datos sobre la presencia de la mosca miásica *Lucilia cuprina* (Wiedemann, 1830) en España (Diptera: Calliphoridae). *Boletín de la Asociación española de Entomología*, 23: 148-150.

- MARTÍNEZ-SÁNCHEZ, A.; MARCOS-GARCÍA, M. A.; ROJO, S. 2001. First collection of *Chrysomya megacephala* (Fabr.) in Europe (Diptera: Calliphoridae). *Pan-Pacific Entomologist*, 77: 240-243.
- MARTÍNEZ-SÁNCHEZ, A.; MARCOS-GARCÍA, M. A.; ROJO, S. 2005a. Biodiversidad de la comunidad de dípteros sarcosaprófagos en ambientes insulares del sudeste Ibérico (Diptera: Calliphoridae, Muscidae, Sarcophagidae). *Nouvelle Revue d'Entomologie*, 22: 251-265.
- MARTÍNEZ-SÁNCHEZ, A.; MARCOS-GARCÍA, M. A.; ROJO, S. 2005b. Primera cita de *Pollenia luteovillosa* Rognes, 1987 (Diptera, Calliphoridae) para Europa. *Nouvelle Revue d'Entomologie*, 22 (2): 153-154.
- MARTÍNEZ-SÁNCHEZ, A.; ROJO, S.; MARCOS-GARCÍA, A. 2000a. Annual and spatial activity of dung flies and carrion in a Mediterranean holm-oak pasture ecosystem. *Medical and Veterinary Entomology*, 14: 56-63.
- MARTÍNEZ-SÁNCHEZ, A.; ROJO, S.; MARCOS-GARCÍA, M. A. 2000b. Sarcófagos necrófagos y coprófagos asociados a un agroecosistema de dehesa (Diptera, Sarcophagidae). *Boletín de la Asociación española de Entomología*, 24 (3-4): 171-185.
- MARTÍNEZ-SÁNCHEZ, A. I.; ROJO, S.; ROGNES, K.; MARCOS-GARCÍA, M. A. 1998. Califóridos con interés faunístico en agroecosistemas de dehesa y catálogo de las especies ibéricas de Polleniinae (Diptera: Calliphoridae). *Boletín de la Asociación española de Entomología*, 22 (1-2): 171-183.
- MARTÍNEZ-SÁNCHEZ, A.; SMITH, K. E.; ROJO, S.; MARCOS-GARCÍA, M. A.; WALL, R. 2007. Geographic origin affects larval competitive ability in European populations of the blow fly, *Lucilia sericata*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 122: 93-98.
- MATUSZEWSKI, S.; BAJERLEIN, D.; KONWERSKI, S.; SZPILA, K. 2008. An initial study of insect succession and carrion decomposition in various forest habitats of Central Europe. *Forensic Science International*, 180 (2): 61-69.
- MATUSZEWSKI, S.; BAJERLEIN, D.; KONWERSKI, S.; SZPILA, K. 2010. In-

- sect succession and carrion decomposition in selected forests of Central Europe. Part 1: Pattern and rate of decomposition. *Forensic Science International*, 194: 85-93.
- MAWDSLEY, N. A.; STORK, N. E. 1995. Species extinctions in insects: ecological and biogeographical considerations. En: Harrington, R. & Stork, N. E. (eds.). 1995. *Insects in a changing environment*. Academic Press. London. Pp. 321-369.
- MAY, R. M. 1988. How many species are there on Earth? *Science*, 241 (4872): 1441-1449.
- MAY, R. M. 1992. How many species inhabit the earth? *Scientific American*, 2492: 18-24.
- MCALPINE, D. K. 1973. Observations on sexual behavior in some Australian Platystomatidae (Diptera, Schizopora). *Records of the Australian Museum*, 29 (1): 1-10.
- MCALPINE, J. F. 1977. A revised classification of the Piophilidae, including 'Neottiophilidae' and 'Thyreophoridae' (Diptera: Schizopora). *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 103: 1-66.
- MCALPINE, J. F. 1978. A new species of *Piophila* from South Africa (Diptera: Piophilidae). *Annals of the Natal Museum*, 23 (2): 455-459.
- MCCOY, E. D. 1990. The distribution of insects along elevational gradients. *Oikos*, 58: 313-322.
- MCKINNERNEY, M. 1978. Carrion communities in the northern Chihuahuan desert. *Southwest Naturalist*, 23: 563-576.
- MCCNAUGHTON, S. J.; WOLFF, L. L. 1970. Dominance and the niche in ecological systems. *Science*, 167 (3915): 131-139.
- MEDINA Y RAMOS, M. 1888. Noticia sobre entomología judicial. *Anales de la Sociedad Española de Historia Natural (Actas)*, 17: 100-101.
- MÉGNIN, P. 1894. La faune des cadavres. Application de l'entomologie a la médecine légale. En: Léauté, M. (ed.) *Encyclopédie Scientifique des Aide-Mémoire*. Masson-Gauthier-Villars et Fils.

París. 214 pp.

MEIGEN, J. W. 1826. *Systematische Beschreibung de bekannten europäischen zweiflügeligen Insekten*, Vol. 5, XII. Schultz. Hamm. 412 pp.

MENIER, J. –J. 2002. *Thyreophora cynophila* (Diptera, Thyreophoridae) has disappeared from France! What's the police doing? *Proceedings of the First European Forensic Entomology Seminar*: 114.

MERZ, B. 1996. Die Piophilidae (Diptera) der Schweiz mit Beschreibung einer neuen Art. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 69: 345-360.

MERZ, B.; PONT, A. C. 2001. Weitere Muscidae (Diptera) neu für die Fauna der Schweiz. *Mitteilungen der Münchener Entomologischen Gesellschaft*, 51: 25-32.

MICHAELIS, L.; MENTEN, M. 1913. Die Kinetik der Invertinwirkung. *Biochemistry Zeitung*, 49: 333-369.

MOHAMMED, S. K.; ABDEL-RAHMAN; H. A. 1986. Seasonal abundance of Sarcophagidae (Diptera) in two localities in Egypt. *Bulletin de la Société Entomologique d'Egypte*, 64: 89-94.

MOLINA CABALLERO, J. 1953. Proceso bacteriano de la putrefacción cadavérica. *Revista de Medicina Legal*, 8 (90-91): 497-504.

MONEO PELLITERO, J.; SALOÑA-BORDAS, M. I. 2007. Califóridos (Diptera, Calliphoridae) de interés forense recogidos en el entorno universitario del Campus de Leioa (Vizcaya, España). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 40: 479-483.

MONTEIRO-FILHO, E. L. DE A.; PENEREIRO, J. L. 1987. Estudo de decomposição e sucessão sobre uma carcaça animal numa área do estado de São Paulo, Brazil. *Revista Brasileira de Biologia*, 47: 289-295.

MONTOYA, J. M.; SOLÉ, R. V.; RODRÍGUEZ, M. A. 2001. La arquitectura de la naturaleza: complejidad y fragilidad en redes ecológicas. *Ecosistemas*, 10 (2): 1-14.

MORENO, C. E.; HALFFTER, G. 2001. On the measure of sampling ef-

- fort used in species accumulation curves. *Journal of Applied Ecology*, 37: 149-158.
- MORETTI, T. C.; BONATO, V.; GODOY, W. A. C. 2011. Determining the season of death from the family composition of insects infesting carrion. *European Journal of Entomology*, 108 (2): 211-218.
- MORÓN, M. A.; TERRÓN, R. A. 1984. Distribución altitudinal y estacional de los insectos necrófilos en la Sierra de Norte de Hidalgo, México. *Acta Zoológica Mexicana*, (n. s.) (3): 1-47.
- MORRIS, M. C. 2005. Tests on a new bait for flies (Diptera: Calliphoridae) causing cutaneous myiasis (flystrike) in sheep. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 48: 151-156.
- MORRIS, M. C.; WOOLHOUSE, A. D.; RABEL, B.; JOYCE, M. A. 1998. Orientation stimulants from substances attractive to *Lucilia cuprina* (Diptera, Calliphoridae). *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 38: 461-468.
- MUMCUOGLU, K. Y.; INGBER, A.; GILEAD, L.; STESSMAN, J.; FRIEDMANN, R.; SCHULMAN, H.; BICHUCHER, H.; IOFFE-USPENSKY, I.; MILLER, J.; GALUN, R.; RAZ, I. 1999. Maggot therapy for the treatment of intractable wounds. *International Journal of Dermatology*, 38: 623-627.
- MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; DA FONSECA, G. A. B.; KENT, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403: 853-858.
- NÁJERA ANGULO, L. 1947. *La lucha contra las moscas (Monografía para médicos)*. Madrid [s. n.]. 60 pp.
- NEWTON, A.; PECK, S. B. 1975. Baited pitfall traps for beetles. *The Coleopterists Bulletin*, 29 (1): 45-46.
- NIJHOUT, H. F. 2003. Development and evolution of adaptative polyphenisms. *Evolution and Development*, 5 (1): 9-18.
- NINYEROLA, M.; PONS, X.; ROURE, J. M. 2005. *Atlas climático digital de la Península Ibérica. Metodología y aplicaciones en bioclimatología y geobotánica*. Universidad Autónoma de Barcelona, Bellaterra.

- NORRIS, K. R. 1965. The bionomics of blowflies. *Annual Review of Entomology*, 10: 47-68.
- NUORTEVA, P. 1963. Synanthropy of blowflies (Dipt., Calliphoridae) in Finland. *Annales Entomologici Fennici*, 29: 1-49.
- NUORTEVA, P. 1970. Histerid beetles as predators of blowflies (Diptera, Calliphoridae) in Finland. *Annales Zoologica Fennici*, 7: 195-198.
- NUORTEVA, P.; ISOKOSKI, M.; LAIHO, K. 1967. Studies on the possibilities of using blowflies (Dipt.) as medicolegal indicators in Finland. I. Report of four indoor cases from the city of Helsinki. *Annales Entomologici Fennici*, 33: 217-225.
- O'HARA, R. B. 2005. Species richness estimators: how many species can dance on the head of a pin? *Journal of Animal Ecology*, 74: 375-386.
- OLIVA, A. 1997. Insectos de interés forense de Buenos Aires (Argentina). Primera lista ilustrada y datos bionómicos. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, 7 (2): 13-59.
- OMAR, B.; MARWI, M. A.; OOTHUMAN, P.; OTHMAN, H. F. 1994. Observations on the behaviour of immatures and adults of some Malaysian sarcosaprophagous flies. *Tropical Biomedicine*, 11: 149-153.
- OÑATE CID, J. M. 2002. Agricultura en Madrid. En: *Libro blanco de la agricultura y el desarrollo rural. Jornada Autonómica de la Comunidad de Madrid*. Madrid. 18 pp.
- OOSTERBROEK, P. 2006. *The European families of Diptera*. KNNV Publishing. Utrecht. 206 pp.
- ORFILA, M. J. B.; LESUEUR, C. A. 1831. *Traité des exhumations juridiques, et considérations sur les changements physiques que les cadavres éprouvent en se pourrissant dans la terre, dans l'eau, dans les fosses d'aisance et dans le fumier*. Béchét Jeune. París. 388 pp.
- OSTEN-SACKEN, C. R. 1878. Luminous insects, especially Diptera. *The Entomologist's Monthly Magazine*, 15: 43-44.

- OZEROV, A. L. 1998. Family Dryomyzidae. En: Papp, L.; Darvas, B. (eds.) 1998. *Contributions to a manual of Palearctic Diptera 3 (Higher Brachycera)*. Science Herald. Budapest. Pp: 349-355.
- OZEROV, A. L. 2004. On the classification of family Piophilidae (Diptera). *Zoologicheskii Zhurnal*, 83: 1353-1360 (en ruso).
- PAPE, T. 1987. The Sarcophagidae (Diptera) of Fennoscandia and Denmark. *Fauna Entomologica Scandinavica*, 19: 1-203.
- PAPE, T. (ed.). 2004. *Diptera, Brachycera*. Fauna Europaea versión 1.1, <http://www.faunaeur.org>
- PAPP, L. 1981. Heleomyzidae – Tüskésszárnyú Legyek. *Magyarország Allatvilága / Fauna Hungariae*, 149, XV, Dipt. II (5): 1-77.
- PAPP, L. 1998a. Families of Heleomyzoidea. En: Papp, L.; Darvas, B. (eds.) 1998. *Contributions to a manual of Palearctic Diptera 3 (Higher Brachycera)*. Science Herald. Budapest. Pp: 425-455.
- PAPP, L. 1998b. Family Carnidae. En: Papp, L.; Darvas, B. (eds.) 1998. *Contributions to a manual of Palearctic Diptera 3 (Higher Brachycera)*. Science Herald. Budapest. Pp: 211-217.
- PARIENTE, F. J.; Martínez-Sánchez, A. I.; Rojo, S.; Bravo, D.; Blanco, J.; Porcel, S.; Reina, D.; Frontera, E. 2009. Las miasis cutáneas. *Producción Animal*, 254: 33-41.
- PAYNE, J. A. 1965. A summer carrion study of the baby pig *Sus scrofa* Linnaeus. *Ecology*, 46: 592-602.
- PAYNE, J. A. 1971. Hymenoptera associated with pig carrion. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 73: 132-141.
- PEARCE, D.; MORAN, D. 1994. *The economic value of biodiversity*. Earthscan Publications Limited. London. 104 pp.
- PEINADO, M. V.; MATEOS, J. 1989. Algunas reflexiones sobre el hombre, los insectos y la historia. *Cerambyx*, 2 (1): 5-24.

- PÉREZ ÍÑIGO, C. 1971. Dípteros y coleópteros pseudoparásitos del intestino humano. *Graellsia*, 27: 161-176.
- PÉREZ MORENO, M. S. 2004. Dípteros sarcófágidos (Diptera, Sarcophagidae) relacionados con gasterópodos terrestres (Mollusca, Gastropoda) en ecosistemas mediterráneos. *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, 28 (1-2): 187-205.
- PÉREZ-MORENO, S.; MARCOS-GARCÍA, M. A.; ROJO, S. 2006. Comparative morphology of early stages of two Mediterranean *Sarcophaga* Meigen, 1826 (Diptera: Sarcophagidae) and a review of the feeding habits of Palearctic species. *Micron*, 37: 169-179.
- PERIS, S. V.; GONZÁLEZ MORA, D. 1991. Los Calliphoridae de España, III Luciliini (Diptera). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Biología)*, 87 (1-4): 187-207.
- PERIS, S. V.; GONZÁLEZ-MORA, D.; MINGO, E. 1994a. Especies del género *Helicophagella* Enderlein, 1928, de la Península Ibérica (Diptera, Sarcophagidae). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Biología)*, 91 (1-4): 79-89.
- PERIS, S. V.; GONZÁLEZ-MORA, D.; MINGO, E. 1994b. Los *Helicophagellina* (*sensu* Verves, 1986) (Diptera, Sarcophagidae) de la Península Ibérica. *Boletín de la Sociedad Española de Historia Natural (Sección Biología)*, 91: 143-153.
- PERIS, S. V.; GONZÁLEZ-MORA, D.; MINGO, E. 1994c. Los *Heteronychiina* de la Península Ibérica: Introducción. Los géneros *Notoecus* Stein, 1924 y *Discachaeta* Enderlein, 1928 (Diptera, Sarcophagidae). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Biología)*, 91 (1-4): 155-160.
- PERIS, S. V.; GONZÁLEZ-MORA, D.; MINGO, E. 1998. Los *Heteronychiina* de la Península Ibérica: Subgénero *Heteronychia* s. str., y descripción de una especie nueva de Tánger (Diptera, Sarcophagidae). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Biología)*, 94 (1-2): 165-178.
- PERIS, S. V.; GONZÁLEZ-MORA, D.; MINGO, E. 1999. Los *Parasarcophagina* (Diptera, Sarcophagidae) de la Península Ibérica. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*

(Sección Biología), 95 (1-2): 115-134.

- PERIS, S. V.; LLORENTE, V. 1963. Notas sobre Muscini paleárticos y revisión de las especies españolas (Diptera, Muscidae). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Biología)*, 61: 209-269.
- PERRIS, E. 1856. Histoire des métamorphoses de divers Insectes. *Mémoires de la Société Royale des Sciences de Liège*, 10: 233-280.
- PETERSEN, F. T.; MEIER, R. 2003. Testing species-richness estimation methods on single-sample collection data using the Danish Diptera. *Biodiversity and Conservation*, 12: 667-686.
- PIGA, A. 1928. *Medicina legal de urgencia. La autopsia judicial*. Mercurio. Madrid. Pp.: 169-179.
- PIMM, S. L.; RUSSEL, G. J.; GITTLEMAN, J. L.; BROOKS, T. M. 1995. The future of biodiversity. *Science*, 269: 347-350.
- PONT, A. C. 2000. Family Fannidae. En: Papp, L.; Darvas, B. (eds.) 2000. *Contributions to a manual of Palearctic Diptera (Appendix)*. Science Herald. Budapest. Pp: 447-454.
- PONT, A. C.; MEIER, R. 2002. The Sepsidae (Diptera) of Europe. *Fauna Entomologica Scandinavica*, 37: 1-198.
- PORTILLO RUBIO, M. 1978. Contribución al estudio de los Dípteros coprófagos en heces de vacuno de la provincia de Salamanca, I: Bibionidae, Stratiomyiidae, Ulidiidae y Scathophagidae. *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, 1: 39-44.
- POVOLNÝ, D. 1971. Synanthropy. En: Greenberg, B. (ed.) 1971. *Flies and diseases: Ecology, classification and biotic associations*. Princeton University Press. Princeton. Pp: 17-54.
- POVOLNÝ, D. 1999. Three new Mediterranean taxa of flesh-flies and additional notes on their synecology (Diptera, Sarcophagini). *Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis*, 47 (1): 7-21.
- POVOLNÝ, D.; VÁCHA, M.; ZNOJIL, V. 1993. Vergleich zwischen Sarcophagini Taxozönosen (Insecta, Diptera, Sarcophagidae) der

- Tchechoslovakischen Kartsgebiete. *Acta scientiarum naturalium Academiae scientiarum Bohemicae Brno*, 27 (4): 1-48.
- POVOLNÝ, D.; VERVES, Y. 1997. The flesh-flies of Central Europe (Insecta, Diptera, Sarcophagidae). *Spixiana (Supplement)*, 24: 1-260.
- PRIDDEL, D.; CARLILE, N.; HUMPHREY, M.; FELLENBERG, S.; HISCOX, D. 2003. Rediscovery of the 'extinct' Lord Howe Island stick-insect (*Dryococelus australis* (Montrouzier)) (Phasmatodea) and recommendations for its conservation. *Biodiversity and Conservation*, 12: 1391-1403.
- PRADO E CASTRO, C.; ARNALDOS, M. I.; GARCÍA, M. D. 2009. Additions to the Calliphoridae (Diptera) fauna from Portugal, with description of new records. *Boletín de la Asociación española de Entomología*, 33 (3-4): 425-437.
- PRADO E CASTRO, C.; GARCÍA, M. D. 2010. Additions to the Piophilidae (Diptera) fauna from Portugal, with new records. *Graellsia*, 66 (1): 101-105.
- PRADO E CASTRO, C.; GARCÍA, M. D.; ARNALDOS, M. I.; GONZÁLEZ-MORA, D. 2010. Sarcophagidae (Diptera) attracted to piglet carcasses including new records for Portuguese fauna. *Graellsia*, 66 (2): 285-294.
- PUTMAN, R. J. 1978. The role of carrion-frequently arthropods in the decay process. *Ecological Entomology*, 3: 133-139.
- RAAIJMAKERS, J. G. 1987. Statistical analysis of the Michaelis-Menten equation. *Biometrics*, 40: 793-803.
- RAHUMA, N.; GHENGESH, K. S.; BEN AISSA, R.; ELAMAARI, A. 2005. Carriage by the housefly (*Musca domestica*) of multiple-antibiotic-resistant bacteria that are potentially pathogenic to humans, in hospital and other urban environments in Misurata, Libya. *Annals of Tropical Medicine & Parasitology*, 99 (8): 795-802.
- REDI, F. 1668. Esperienze intorno alla generazione degl'insetti. All'Insegna della Stella. Florencia.
- REIBE, S.; MADEA, B. 2010. How promptly do blowflies colonise fresh

- carcasses? A study comparing indoor with outdoor locations. *Forensic Science International*, 195 (1-3): 52-57.
- RICHÈT, R. 1990. Élevage de larves de diptères sarcophagides. *Imago*, 39: 9-13.
- RÍOS, T. 1902a. Los insectos y la putrefacción de los cadáveres (I-II). *La Clínica Moderna, Revista de Medicina y Cirugía*, 1 (2): 74-80.
- RÍOS, T. 1902b. Los insectos y la putrefacción de los cadáveres (III-IV). *La Clínica Moderna, Revista de Medicina y Cirugía*, 1 (4): 171-180.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S. 1973. Avance sobre una síntesis corológica de la Península Ibérica, Baleares y Canarias. *Anales del Instituto Botánico Cavanilles*, 30: 69-87.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S. 1982. *Mapa de las series de vegetación de Madrid*. Diputación de Madrid. Madrid.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S.; GANDULLO GUTIÉRREZ, J. M.; ALLUÉ ANDRADE, J. L.; MONTERO DE BURGOS, J. L.; GONZÁLEZ REBOLLAR, J. L. 1987. *Memoria del mapa de series de vegetación de España*. ICONA. Madrid. 268 pp.
- RIVERA-CERVANTES, L. E.; GARCÍA-REAL, E. 1998. Análisis preliminar sobre la composición de los escarabajos necrófilos (Coleoptera: Silphidae y Scarabeidae) presentes en dos bosques de pino (uno dañado por el fuego), en la estación científica Las Joyas, Sierra de Manantlan, Jalisco, México. *Dugesiana*, 5(1): 11-22.
- ROBINEAU-DESVOIDY, J. B. 1830. Essai sur les myoidaires. *Mémoires Présentés par Divers Savants à l'Académie Royale des Sciences de l'Institut de France*, 2: 1-813.
- ROBINEAU-DESVOIDY, J. B. 1842. Note sur le *Thyreophora cynophila*. *Annales de la Société Entomologique de France*, 10 (1841): 273.
- ROBINEAU-DESVOIDY, J. B. 1849. Communication (Séance du 10 Janvier 1849). *Annales de la Société Entomologique de France*, 7: iv-vi.

- RODRÍGUES, J.; MILAN, L. A.; LEITE, J. G. 2001. Hierarchical Bayesian estimation for the number of species. *Biometrical Journal*, 43: 737-746.
- ROGNES, K. 1987. The taxonomy of the *Pollenia rudis* species group in the Holarctic region (Diptera, Calliphoridae). *Systematic Entomology*, 12 (4): 475-502.
- ROGNES, K. 1991a. Blowflies (Diptera, Calliphoridae) of Fennoscandia and Denmark. *Fauna Entomologica Scandinavica*, 24: 1-272.
- ROGNES, K. 1991b. Revision of the cluster-flies of the *Pollenia viatica* species-group (Diptera: Calliphoridae). *Systematic Entomology*, 16: 439-498.
- ROGNES, K. 1992a. First record of *Pollenia fulvipalpis* Macquart, 1835 from Spain (Diptera, Calliphoridae). *Eos*, 68 (2): 201.
- ROGNES, K. 1992b. Revision of the cluster-flies of the *Pollenia vagabunda* species group (Diptera: Calliphoridae). *Entomologica Scandinavica*, 23 (1): 95-114.
- ROGNES, K.; BAZ, A. 2008. A new species in the *Pollenia viatica* species-group from Sierra de Guadarrama, Spain (Diptera: Calliphoridae). *Studia dipterologica*, 14 (2) (2007): 389-395.
- ROHÁČEK, J. 1998. Family Sphaeroceridae. En: Papp, L.; Darvas, B. (eds.) 1998. *Contributions to a manual of Palearctic Diptera 3 (Higher Brachycera)*. Science Herald. Budapest. Pp: 463-496.
- ROHDENDORF, B. B.; VERVES, Y. G. 1978. Sarcophaginae (Diptera, Sarcophagidae) from Mongolia. *Annales historico-naturales Musei Nationalis Hungarici*, 70: 241-258.
- ROJO, S.; MARCOS-GARCÍA, M. A. 1995. Actividad espacio-temporal de *Polietes meridionalis* Peris & Llorente (Diptera: Muscidae) en un ecosistema de encinar. *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, 19 (1-2): 75-88.
- ROMERA, E.; ARNALDOS, M. I.; GARCÍA, M. D.; GONZÁLEZ-MORA, D. 2003. Los Sarcophagidae (Insecta, Diptera) de un ecosistema cadavérico en el sureste de la Península Ibérica. *Anales de*

Biología, 25: 49-63.

- ROMERO, R.; MARCOS-GARCÍA, M. A.; ROJO, S. 1992. Actividad anual de los imagos de dípteros coprófilos (Muscidae: Scathophagidae) en un agrobiosistema de dehesa. *Zoologica baetica*, 3: 69-92.
- ROMERO PALANCO, J. I.; MUNGUÍA GIRÓN, F. J. 1986. Contribución experimental al conocimiento de la entomología tanatológica en la provincia de Cádiz (Sur de España). *Actas de las VII Jornadas Mediterráneas de Medicina Legal*, [s. n.]: 131-144.
- ROMERO PALANCO, J. L.; MUNGUÍA GIRÓN, F.; GAMERO LUCAS, J. 2006. Entomología cadavérica en la provincia de Cádiz (S. de España). *Ciencia Forense*, 8: 83-106.
- ROMO BENITO, H.; GARCÍA-BARROS, E. 2005. Distribución e intensidad de los estudios faunísticos sobre mariposas diurnas en la Península Ibérica e Islas Baleares (Lepidoptera, Papilionoidea y Hesperioidea). *Graellsia*, 61(1): 37-50.
- RUIZ MARTÍNEZ, I.; SOLER CRUZ, M. D.; BENÍTEZ RODRÍGUEZ, R.; PÉREZ JIMÉNEZ, J. M.; DÍAZ LÓPEZ, M. 1989. Postembryonic development of *Wohlfahrtia magnifica* (Schiner, 1862) (Diptera: Sarcophagidae). *Journal of Parasitology*, 75 (4): 531-539.
- RUIZ MARTÍNEZ, I.; SOLER CRUZ, M. D.; PÉREZ JIMÉNEZ, J. M.; DÍAZ LÓPEZ, M.; GRANADOS TORRES, J. E. 1992. Evaluación de las relaciones con su entorno en el díptero miasígeno *Wohlfahrtia magnifica* (Schiner, 1862) (Diptera: Sarcophagidae) en el Sur de España. *Zoologica Baetica*, 3: 7-27.
- RUIZ MARTÍNEZ, I.; LECLERCQ, M. 1994. Data on distribution of screw-worm fly *Wohlfahrtia magnifica* (Schiner) in Southwestern Europe (Diptera: Sarcophagidae). *Notes fauniques de Gembloux*, 28: 53-60.
- SABANOĞLU, B.; SERT, O. 2010. Determination of Calliphoridae (Diptera) fauna and seasonal distribution on carrion in Ankara province. *Journal of Forensic Sciences*, 55 (4): 1003-1007.
- SACK, P. 1939. 62b. Thyreophoridae. En: Lindner, E. (ed.). 1939. *Die Fliegen der Palaearktischen Region*, Vol. 7. Schweizerbart.

Stuttgart. 7 pp.

- SALEH, M. S.; EL SIBAE, M. M. 1993. Urino-genital myiasis due to *Piophilha casei*. *Journal of the Egyptian Society of Parasitology*, 23: 737-739.
- SALOÑA BORDAS, M. I.; MONEO PELLITERO, J.; DÍAZ MARTÍN, B. 2009. Estudio sobre la distribución de Calífóridos (Diptera, Calliphoridae) en la Comunidad Autónoma del País Vasco. *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, 33 (1-2): 63-89.
- SAMSON, D. A.; RICKART, E. A.; GONZALES. P. C. 1997. Ant diversity and abundance along an altitudinal gradient in the Philippines. *Biotropica*, 29 (3): 349-363.
- SAMWAYS, M. J. 1994. *Insect Conservation Biology*. Chapman & Hall. London. 358 pp.
- SÁNCHEZ-RODRÍGUEZ, J. F.; BAZ, A. 1995. The effects of elevation on the butterfly communities of a mediterranean mountain, Sierra de Javalambre, central Spain. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 49 (3): 192-207.
- SANDERS, N. J.; MOSS, J.; WAGNER, D. 2003. Patterns of ant species richness along elevational gradients in an arid ecosystem. *Global Ecology & Biogeography*, 12: 93-102.
- SCHÄFER, A. TH. 1998. Käfer an Leichen. *Rechtsmedizin*, 8: 83-88.
- SCHINER, J. R. 1862. *Fauna Austriaca. Die Fliegen (Diptera), Vol. 2*. Carl Gerold. Viena.
- SCHOENLY, K.; GRIEST, K.; RHINE, S. 1991. An experimental field protocol for investigating the postmortem interval using multidisciplinary indicators. *Journal of Forensic Sciences*, 36: 1395-1415.
- SCHROEDER, H.; KLOTZBACH, H.; OESTERHELWEG, L.; PÜSCHEL, K. 2002. Larder beetles (Coleoptera, Dermestidae) as an accelerating factor for decomposition of a human corpse. *Forensic Science International*, 127: 231-236.
- SCHROEDER, H.; KLOTZBACH, H.; PÜSCHEL, K. 2003. Insects' colonization of human corpses in warm and cold season. *Legal Medi-*

cine, 5: S372-S374.

- SCOTT, J. A.; EPSTEIN, M. E. 1987. Factors affecting phenology in a temperate insect community. *American Midland Naturalist*, 117 (1): 103-118.
- SÉGUY, E. 1934. Diptères (Brachycères) (Muscidae Acalypterae et Scatophagidae). *Faune de France*, 28: 1-832.
- SÉGUY, E. 1951. Ordre de Dipteres. En: Grase, P. P. *Traité de Zoologie*, X. Masson et Cie. Paris. Pp: 449-744.
- SHANBHAG, S. R.; MÜLLER, B.; STEINBRECHT, R. A. 1999. Atlas of olfactory organs of *Drosophila melanogaster* 1. Types, external organization, innervations and distribution of olfactory sensilla. *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 28: 377-397.
- SHANNON, C. E. 1948. A mathematical theory of communication. *Bell System Technical Journal*, 27: 379-423/623-656.
- SHAPIRO, A. M. 1976. Seasonal polyphenism. *Evolutionary Biology*, 9: 259-333.
- SHEAN, B. S.; MESSINGER, L.; PAPWORTH, M. 1993. Observations of differential decomposition on sun exposed v. shaded pig carrion in coastal Washington State. *Journal of Forensic Sciences*, 38 (4): 938-949.
- SHERMAN, R. A.; PECHER, E. A. 1988. Maggot therapy; a review of the therapeutic applications of fly larvae in human medicine specially for treating osteomyelitis. *Medical and Veterinary Entomology*, 2 (3): 225-230.
- SHORROCKS, B. 1991. Competition on a divided and ephemeral resource: a cage experiment. *Biological Journal of the Linnean Society*, 43: 211-220.
- SHTAKEL'BERG, A. A. 1989. Family Sepsidae. En: Bei Bienko, G. Ya.; Steysklal, G. C. (eds.). 1989. *Keys to the insects of the European part of the USSR*. E. J. Brill. Leiden. Pp: 282-289.
- ŠIFNER, F. 2003. The family Scathophagidae (Diptera) of the Czech and Slovak Republics (with notes on selected palaearctic taxa).

- Acta Musei Nationalis Pragae, Series B, Natural History*, 59 (1-2): 1-90.
- SILVA, D.; CODDINGTON, J. A. 1996. Spiders of Pakitza (Madre de Dios, Perú): Species richness and notes in community structure. En: Wilson, D. E.; Sandoval, A. (eds.) 1996. *The biodiversity of Pakitza and its environs*. Smithsonian Institution. Washington. Pp: 241-299.
- SIMPSON, E. H. 1949. Measurement of diversity. *Nature*, 163: 688.
- SINCLAIR, B. J.; VERNON, P.; KLOK, C. J.; CHOWN, S. L. 2003. Insects at low temperatures: an ecological perspective. *Trends in Ecology and Evolution*, 18: 257-262.
- SIRIWATTANARUNGSEE, S.; SUKONTASON, K.; KUNTALUE, B.; PIANGJAI, S.; OLSON, J.; SUKONTASON, K. 2005. Morphology of the puparia of the housefly, *Musca domestica* (Diptera: Muscidae) and blowfly, *Chrysomya albiceps* (Diptera: Calliphoridae). *Parasitology Research*, 96: 166-170.
- SLIFER, E. H.; SEKHON, S. S. 1964. Fine structure of the sense organs of the antennal flagellum of a flesh fly, *Sarcophaga argyrostoma* R. -D. (Diptera: Sarcophagidae). *Journal of Morphology*, 114: 185-208.
- SMITH, K. G. V. 1986. *A manual of forensic entomology*. Cornell University Press. New York. 205 pp.
- SMITH, E. P.; VAN BELLE, G. 1984. Nonparametric estimation of species richness. *Biometrics*, 40: 119-129.
- SMITH, K. E.; WALL, R. 1997. The use of carrion as breeding sites by the blowfly *Lucilia sericata* and other Calliphoridae. *Medical and Veterinary Entomology*, 11: 38-44.
- SOBERÓN, J.; LLORENTE, J. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology*, 7: 480-488.
- SOLER CRUZ, M. D. 2000. El estudio de las miasis en España durante los últimos cien años. *Ars Pharmaceutica*, 41 (1): 19-26.
- SOUZA, A. M.; LINHARES, A. X. 1997. Diptera and Coleoptera of po-

- tential forensic importance in southeastern Brazil: relative abundance and seasonality. *Medical and Veterinary Entomology*, 11: 8-12.
- STEVENS, G. C. 1992. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *American Naturalist*, 140: 893-911.
- STEYSKAL, G. C. 1968. Notes on North American Piophilidae. III. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 70 (1): 25-27.
- STORK, N. E. 1993. How many species are there? Biodiversity and Conservation, 2: 215-232.
- STORK, N. E. 1997. Measuring global biodiversity and its decline. En: Reaka-Kudla, M. L.; Wilson, D. E.; Wilson, E. O. (eds.) 1997. *Biodiversity II. Understanding and protecting our biological resources*. Joseph Henry Press. Washington, DC. Pp: 41-68.
- STUBBS, A. E.; CHANDLER, P. J. 2001. A provisional key to British Piophilidae (Diptera) and *Parapiophila flavipes* (Zetterstedt, 1847) new to Britain. *Dipterists Digest*, 8: 71-78.
- STUKE, J. -H. 2008. Die Tephritoidea (Diptera) Niedersachens und Bremens. *Abhandlungen Naturwissenschaftlicher Verein zu Bremen*, 46 (2): 329-355.
- SUKONTASON, K.; SUKONTASON, K. L.; PIANGJAI, S.; BOONCHU, N.; CHAIWONG, T.; NGERN-KLUN, R.; SRIPAKDEE, D.; VOGTSBERGER, R. C.; OLSON, J. K. 2004. Antennal sensilla of some forensically important flies in families Calliphoridae, Sarcophagidae and Muscidae. *Micron*, 35: 671-679.
- SUKONTASON, K. L.; SUKONTASON, K.; PIANGJAI, S.; CHOOCHOTE, W.; VOGTSBERGER, R. C.; OLSON, J. K. 2001. Scanning electron microscopy of the third-instar *Piophila casei* (Diptera: Piophilidae), a fly species of forensic importance. *Journal of Medical Entomology*, 38 (5): 756-759.
- SUKONTASON, K.; SUKONTASON, K. L.; PIANGJAI, S.; TIPPANUN, J.; LERTTHAMNONGTHAM, S.; VOGTSBERGER, R. C.; OLSON, J. K. 2003. Survey of forensically-relevant fly species in Chiang Mai,

- northern Thailand. *Journal of Vector Ecology*, 28 (1): 135-138.
- SUZUKI, Y.; NIJHOUT, H. F. 2006. Evolution of a polyphenism by genetic accommodation. *Science*, 311: 650-652.
- SVENSSON, E. I.; ABBOTT, J. 2005. Evolutionary dynamics and population biology of a polymorphic insect. *Journal of Evolutionary Biology*, 18: 1503-1514.
- TABOR, K. L.; BREWSTER, C. C.; FELL, R. D. 2004. Analysis of the successional patterns of insects on carrion in Southwest Virginia. *Journal of Medical Entomology*, 41 (4): 785-795.
- TANTAWI, T. I.; EL-KADY, E. M.; GREENBERG, B.; EL-GHAFFAR, H. A. 1996. Arthropod succession on exposed rabbit carrion in Alexandria, Egypt. *Journal of Medical Entomology*, 33 (4): 566-580.
- TAUBER, C. A.; TAUBER, M. J. 1981. Insect seasonal cycles: genetics and evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12: 281-308.
- TAUBER, M. J.; TAUBER, C. A. 1976. Insect seasonality: diapause maintenance, termination, and postdiapause development. *Annual Review of Entomology*, 21: 81-107.
- TELLA, J. L. 2001. Action is needed now, or BSE crisis could wipe out endangered birds of prey. *Nature*, 410: 408.
- THOMPSON, J. J. W.; ARMITAGE, S. A. O.; SIVA-JOTHY, M. T. 2002. Cuticular colour change after imaginal eclosion is time-constrained: blacker beetles darken faster. *Physiological Entomology*, 27: 136-141.
- TOPA, S.; GHEORGHE, J. F.; COGALNICEANU, D.; GHIOCA, D.; VĂDINEANU, A. 2001. Non-parametric methods for estimating species richness: a study case on herbaceous vegetation in the Danube floodplain. *Acta Horti Botanica Bucurest*, 29: 375-382.
- TORREY, J. C. 1912. Numbers and types of bacteria carried by city flies. *The Journal of Infectious Diseases*, 10 (2): 166-177.
- TOTI, D. S.; COYLE, F. A.; MILLER, J. A. 2000. A structured inventory

- of Appalachian grass bald and health bald spider assemblages and a test of species richness estimator performance. *Journal of Arachnology*, 28 (3): 329-345.
- TRUE, J. R. 2003. Insect melanism: the molecules matter. *Trends in Ecology and Evolution*, 18 (12): 640-647.
- TRUMBO, S. T. 1990. Reproductive success, phenology and biogeography of burying beetles (Silphidae, *Nicrophorus*). *The American Midland Naturalist*, 124: 1-11.
- TRUMBO, S. T.; BLOCH, P. L. 2000. Habitat fragmentation and burying beetle abundance and success. *Journal of Insect Conservation*, 4: 245-252.
- TSCHORSNIG, H. -P.; HERTING, B. 2001. *The Tachinids (Diptera: Tachinidae) of Central Europe: Identification keys for the species and data on distribution and ecology*. State Museum of Natural Science. Stuttgart. 151 pp.
- TSCHORSNIG, H. -P.; RICHTER, V. A. 1998. Family Tachinidae. En: Papp, L.; Darvas, B. (eds.) 1998. *Contributions to a manual of Palearctic Diptera 3 (Higher Brachycera)*. Science Herald. Budapest. Pp: 691-827.
- TULLIS, K.; GOFF, M. L. 1987. Arthropod succession in exposed carrion in a tropical rainforest on O'ahu Island, Hawaii. *Journal of Medical Entomology*, 24: 332-339.
- TURCHETTO, M.; VANIN, S. 2004. Forensic entomology and climate change. *Forensic Science International*, 146S: S207-S209.
- TURCHETTO, M.; VANIN, S. 2010. Climate change and forensic entomology. En: Amendt, J.; Goff, M. L.; Campobasso, C. P.; Grassberger, M. (eds.). *Current concepts in Forensic Entomology*. Springer Netherlands, Dordrecht. Pp.: 327-351.
- TURNER, B. D. 1991. Forensic Entomology. *Forensic Science Progress*, 5: 129-151.
- TURNER, B. 2009. Forensic entomology: a template for forensic acarology? *Experimental & Applied Acarology*, 49: 15-20.
- VANIN, S.; CAENAZZO, L.; ARSENI, A.; CECCHETTO, G.; CATTANEO, C.;

- TURCHETTO, M. 2009. Records of *Chrysomya albiceps* in Northern Italy: an ecological and forensic perspective. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 104 (4): 555-557.
- VELÁSQUEZ, Y.; MAGAÑA, C.; MARTÍNEZ-SÁNCHEZ, M.; ROJO, S. 2010. Diptera of forensic importance in the Iberian Peninsula: larval identification key. *Medical and Veterinary Entomology*, 24 (3): 293-308.
- VOGT, W. G.; HAVENSTEIN, D. E. 1974. A standardized bait trap for blowfly studies. *Journal of Australian entomological Society*, 13: 249-253.
- VOGT, W. G.; RUNKO, S.; STARICK, N. T. 1985a. A wind-oriented fly trap for quantitative sampling of adult *Musca vetustissima* Walker. *Journal of the Australian Entomological Society*, 24: 223-227.
- VOGT, W. G.; WOODBURN, T. L.; MORTON, R.; ELLEM, B. A. 1985b. The influence of weather and time of day on trap catches of male and female *Lucilia cuprina* (Wiedemann) (Diptera: Calliphoridae). *Bulletin of Entomological Research*, 75: 315-319.
- VOGT, W. G.; WOODBURN, T. L. 1994. Effects of bait age on the number, sex, and age composition of *Lucilia cuprina* (Wiedemann) (Diptera: Calliphoridae) in Western Australian blowfly traps. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 34: 595-600.
- VOSS, S. C.; SPAFFORD, H.; DADOUR, I. R. 2009. Annual and seasonal patterns of insect succession on decomposing remains at two locations in Western Australia. *Forensic Science International*, 193: 26-36.
- WALTHER, B. A.; MOORE, J. L. 2005. The concepts of bias, precision, and accuracy, and their use in testing the performance of species richness estimators, with a literature review of estimator performance. *Ecography*, 28: 1-15.
- WASSERMAN, S. L.; ITAGAKI, H. 2003. The olfactory responses of the antenna and maxillary palp of the fleshfly, *Neobellieria bullata* (Diptera: Sarcophagidae), and their sensitivity to blockage of nitric oxide synthase. *Journal of Insect Physiology*, 49: 271-280.

- WELCH, H. E. 1973. Emergence of Chironomidae (Diptera) from Char Lake, Resolute, Northwest Territories. *Canadian Journal of Zoology*, 51: 1113-1123.
- WERNER, S. M.; RAFFA, K. F. 2003. Seasonal activity of adult ground-occurring beetles (Coleoptera) in forests of Northeastern Wisconsin and the Upper Peninsula of Michigan. *American Midland Naturalist*, 149: 121-133.
- WILLIAMS, M. R. 2008. Assessing diversity of diurnal Lepidoptera in habitat fragments: testing the efficiency of strip transects. *Environmental Entomology*, 37: 1313-1322.
- WILLIAMS, V.; WITKOWSKI, E.; BALKWILL, K. 2007. The use of incidence-based species richness estimators, species accumulation curves and similarity measures to appraise ethnobotanical inventories from South Africa. *Biodiversity and Conservation*, 16(9): 2495-2513.
- WILLIS, K. J.; BENNETT, K. D.; BIRKS, J. B. 1998. The late Quaternary dynamics of pines in Europe. En: Richardson, D. M. (ed.) 1998. *Ecology and Biogeography of Pinus*. Cambridge University Press. Cambridge. Pp: 107-121.
- WILLOT, S. J. 2001. Species accumulation curves and the measure of sampling effort. *Journal of Applied Ecology*, 38: 484-486.
- WILSON, R. J.; GUTIÉRREZ, D.; GUTIÉRREZ, J.; MARTÍNEZ, D.; AGUDO, R.; MONSERRAT, V. J. 2005. Changes to the elevational limits and extent of species ranges associated with climate change. *Ecology Letters*, 8: 1138-1146.
- WITHERS, P. 1987. The british species of the genus *Suillia* (Diptera, Heleomyzidae), including a species new to science. *Proceedings and transactions of the British Entomological and Natural History Society*, 20: 91-104.
- WITTKOPP, P. J.; CARROLL, S. B.; KOPP, A. 2003. Evolution in black and white: genetic control of pigment patterns in *Drosophila*. *Trends in Genetics*, 19 (9): 495-504.
- WOODCOCK, B. A.; WATT, A. D.; LEATHER, S. R. 2002. Aggregation, habitat quality and coexistence: a case study on carrion fly

- communities in slug cadavers. *Journal of Animal Ecology*, 71: 131-140.
- WOLDA, H. 1979. Seasonality parameters for insect populations. *Researches on Population Ecology*, 20 (2): 247-256.
- WOLDA, H. 1988. Insect seasonality: Why? *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19: 1-18.
- WOORLAND, M. R.; BLOCK, W.; GRUBOR-LAJŠIĆ, G. 2001. Survival of *Heleomyza borealis* (Diptera, Heleomyzidae) larvae down to -60°C. *Physiological Entomology*, 25 (1): 1-5.
- ZUSKA, J.; LAŠTOVKA, P. 1965. A review of the Czechoslovak species of the family Piophilidae with special reference to their importance to food industry (Diptera, Acalyptrata). *Acta entomologica Bohemoslovaca*, 62: 141-157.
- ZVEREVA, E. L.; KOZLOV, M. V.; KRUGLOVA, O. YU. 2002. Colour polymorphism in relation to population dynamics of the leaf beetle, *Chrysomela lapponica*. *Evolutionary Ecology*, 16: 523-539.

Anexo

Artículos publicados

Entomol Gener	32(3): 217–226	Stuttgart: 2010-05	ISSN: 0171-8177
---------------	----------------	--------------------	-----------------

EGT-Nr 1.335

VI

Tachinids Associated with Carrion in the Centre of the Iberian Peninsula (Diptera: Tachinidae)

AIDA GÓMEZ-GÓMEZ, DANIEL MARTÍN-VEGA, HANS-PETER TSCHORSNIG, ARTURO BAZ, BLANCA CIFRIÁN & LUISA DÍAZ-ARANDA

Received: 2009-10-20

Accepted: 2010-01-13

GÓMEZ-GÓMEZ A, MARTÍN-VEGA D, TSCHORSNIG H-P, BAZ A, CIFRIÁN B & DÍAZ-ARANDA L [Dep Zool Antrop, Univ Alcalá de Henares; Staatl Mus Naturk Stuttgart]: **Tachinids (Diptera: Tachinidae) Associated with Carrion in the Centre of the Iberian Peninsula**. – Entomol Gener 32 (3): 217–226; Stuttgart 2010-05. [Article]

Tachinidae is a very large dipteran family, endoparasitism of insects being its primary biological characteristic. Despite the common feeding habit of the adults on flowers or honey dew, findings of tachinids on carrion are reported in several forensic entomology works. The present paper reports about new records of tachinid captures both on animal carrion and in carrion-baited traps, based on intensive studies in central Spain during 2004–2008. It is probable that Tachinidae are attracted by the odour of the carrion.

Key words: Tachinidae – carrion ecology – animal models – carrion-baited traps – forensic entomology

GÓMEZ-GÓMEZ A, MARTÍN-VEGA D, TSCHORSNIG H-P, BAZ A, CIFRIÁN B & DÍAZ-ARANDA L [Dep Zool Antrop, Univ Alcalá de Henares; Staatl Mus Naturk Stuttgart]: **Taquínidos (Diptera: Tachinidae) asociados a la carroña en el centro de la Península Ibérica**. – Entomol Gener 32(3): 217–226; Stuttgart 2010-05. [Artículo]

La familia Tachinidae es una de las más numerosas dentro del orden Diptera, teniendo como principal característica biológica el endoparasitismo sobre otros insectos. A pesar de que los adultos se alimentan mayoritariamente de néctar y otros jugos vegetales, las capturas de taquínidos sobre carroña han sido documentadas en varios trabajos sobre entomología forense. En el presente artículo se exponen nuevos datos acerca de la captura de Tachinidae sobre modelos animales y en trampas cebadas con carroña, utilizados entre 2004 y 2008 en una serie de estudios intensivos sobre la entomofauna necrófaga realizados en el centro de la Península Ibérica. Es probable que los taquínidos sean atraídos por el olor de la carroña.

Palabras clave: Tachinidae – ecología de carroña – modelos animales – trampas cebadas con carroña – entomología forense

1 Introduction

Tachinidae is a very large dipteran family with about 9900 species described worldwide [IRWIN et al 2003]. The Palaearctic region comprises more than 1600 species [HERTING & DELY-DRASKOVITS 1993, TSCHORSNIG & RICHTER 1998], with nearly 890 species currently known from Europe [TSCHORSNIG et al 2004 and unpublished additions].

0171–8177/10/0032-0217 \$ 2.50

© 2010 E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, D-70176 Stuttgart

218 — AIDA GÓMEZ-GÓMEZ et al

Larvae of Tachinidae develop as endoparasitoids in insects (very rarely in other arthropods, like centipedes, spiders or scorpions) [TSCHORSNIG & RICHTER 1998]. Most species have a range of more or less related families or genera as hosts, but they usually prefer only a few of them as main hosts; a close specialisation on a single host species is very rare [HERTING 1960, MELLINI 1990, TSCHORSNIG & HERTING 1994]. The wide host range differentiates Tachinidae from other large parasitoid groups like hymenopteran parasitoid species which often tend to infest hosts of a single species [EGGLETON & GASTON 1992, STIREMAN III & SINGER 2003].

There is an overwhelming literature [eg KARCZEWSKI 1967] showing that tachinid adults feed on nectar of flowers. There are fewer papers treating the role of secretions from aphids and scales (= honey dew) for adult nutrition, because this is not so easily observed [eg ZOEBELEIN 1956], but nevertheless it can be assumed that its importance might be even higher than the one of flower visits.

Tachinidae have also been reported in several studies on the necrophagous fauna [PAYNE 1965, MCKINERNEY 1978, ANDERSON & VANLAERHOVEN 1996, CARVALHO et al 2000, MARTÍNEZ-SÁNCHEZ et al 2005, MARTINEZ et al 2007].

The new records of Tachinidae on carrion presented in this paper, result from an intensive forensic entomology project carried out between 2004 and 2008. The project included studies of the succession of arthropods on decaying corpses and ecological studies of the necrophilous entomofauna in order to improve this information for central Spain [GÓMEZ-GÓMEZ et al 2007]. Possible reasons why tachinids are attracted to carrion are discussed below.

2 Material and methods

The tachinid material of this investigation is stored in the Department of Zoology and Physical Anthropology of the University of Alcalá (Spain), except the specimen of *Kirbya* sp and 12 specimens of *Zeuxia zernyi* which are preserved in the Naturkundemuseum Stuttgart (Germany).

2.1 Succession study with animal models

The succession study was carried out on a private property of the Universidad de Alcalá, NE of the Community of Madrid (40°30'04" N, 3°22' W; UTM: 30T VK78). The study site belongs to the Mesomediterranean Bioclimatic Area [RIVAS MARTÍNEZ 1982] with dominant ruderal vegetation, highlighting *Onopordium acanthium*, *Silbum marianum* (Asteraceae), *Lygaeum spartum*, *Poa bulbosa*, *Stipa tenacissima* (Gramineae), and *Foeniculum vulgare* (Apiaceae).

Domestic pigs of about 24–32 kg were used as animal models because of their similarities with human species concerning decomposition patterns and fauna involved [CATTS & GOFF 1992]. Three animals exposed outdoors were used for each trial (one control and two replicates) starting with a study of summer succession in June 2004 (trials VC, V1, V2), fall succession in September 2004 (trials OC, O1, O2), winter succession in January 2005 (trials IC, I1, I2) and spring succession in April 2005 (trials PC, P1, P2).

Pigs were assigned randomly to sites that were located 60–70 m apart in an area of mixed ground cover, with vegetation thicker at some sites than others; they were protected with a wire mesh cage to avoid scavengers' action but allowing arthropods visits (Fig 1).

Sampling was carried out throughout the decomposition process with daily visits at the beginning of each trial and then less frequent visits according to the evolution of the process. Finally, samplings stopped when no more arthropods were found feeding on the remains.

During each visit, insects in flight or on the body were collected from the pigs by using hand-held entomological nets or forceps, respectively. All relevant information was noted (eg ambient and body temperatures, weight of the pigs, etc), and photographs were taken.

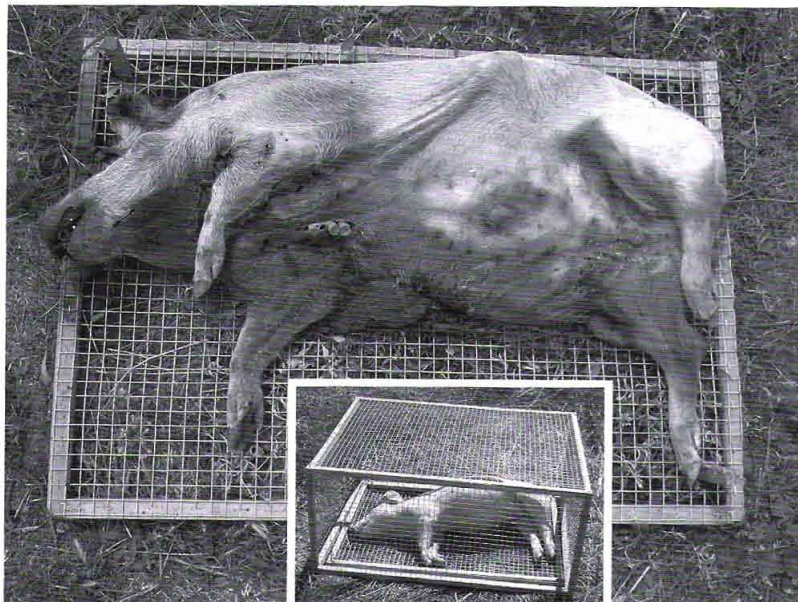


Fig 1: Animal model exposed outdoors on a platform to facilitate its weighing and protected from scavengers by a cage.

Once at the laboratory, adult specimens were frozen until their identification. Immature stages were placed into incubators (25 °C) until adult emergence, but these stages were not of importance for Tachinidae, only for other insect groups which are not treated here.

2.2 Ecological studies with carrion-baited traps

At the same time as the previous study, two ecology studies were also carried out in different regions of central Spain.

The first of these studies covered the Community of Madrid, a very heterogeneous area in relation to the type of soil, vegetation and altitude, presenting a contrasted Mediterranean climate [Izco 1984]. In order to cover this environmental heterogeneity, seven representative ecosystems of this region were considered: Mesomediterranean holm oak forest on limestone soil (MHL); mesomediterranean holm oak forest on gypsum soil (MHG); mesomediterranean holm oak forest on sand soil (MHS); mesomediterranean holm oak forest on granite soil (MHGr); supramediterranean holm oak forest on granite soil (SHG); supramediterranean oak forest on granite soil (SOG); oromediterranean pine forest on granite forest (OPG). Three sites were selected for each ecosystem making a total of 21 sampling sites. On each site three carrion-baited traps were placed, one on a forest area, one on a brush area and one on a meadow area [MARTIN-VEGA 2007].

Carrion-baited traps were made modifying the design of MORON & TERRÓN [1984] (Fig 2). These traps were installed during a year (June 2006–May 2007) and were emptied every month, except for some traps inaccessible at winter months because of the snow.

220 – AIDA GÓMEZ-GÓMEZ et al

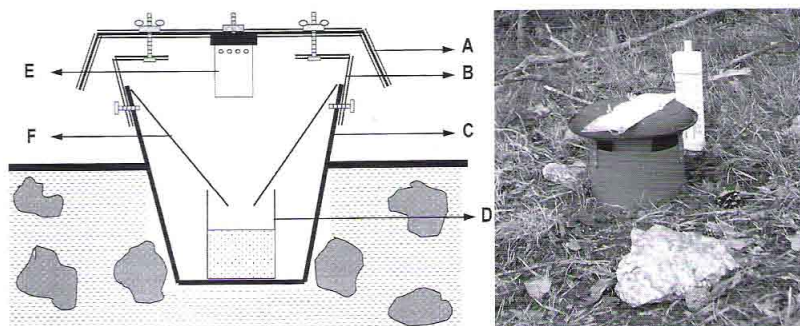


Fig 2: Schematic illustration of carrion baited traps used in this study [from BAZ et al 2007]. – **A** plastic plate to protect the trap; **B** metallic angles to hold the protective plate; **C** plastic recipient buried in the ground; **D** collecting jar with ethylene glycol solution; **E** plastic funnel; **F** perforated plastic jar containing the bait.

The traps were baited with squid, which maintains itself moist and fresh for much longer than other baits [NEWTON & PECK 1975], and which has proved very effective in previous studies [RIVERA-CERVANTES & GARCÍA-REAL 1998, BAZ et al 2007]. To prevent accidental falling, traps were semiburied on the ground, leaving 8–10 cm between the edge of the trap and the ground surface. To prevent the attack of scavengers attracted to carrion, traps were protected with stones (**Fig 2**). A collecting jar with an ethylene glycol solution was placed at the bottom of each trap to kill and preserve the insects. A thermometer was placed beside each trap to register minimum and maximum temperatures.

The second study was carried out in the Natural Park “Hoces del Río Riaza”, placed in the province of Segovia (Community of Castilla-León) near the NW of the Community of Madrid. The park consists of a great canyon excavated by the Riaza River on limestone soil. Five representative environments were considered: High plateau (HP), savin forest (S), holm oak forest (HO), portuguese oak forest (PO), and river side (RS), selecting two sampling sites for each one [BAZ & CIFRIÁN 2007].

The same type of carrion-baited traps (**Fig 2**) as in the Madrid area was used in this second study. Samples were collected without interruption during the months of June, July, August, and September 2007. The traps were emptied and the old bait removed every 15 days.

Accidental captures of non-necrophilous insects in carrion-baited traps cannot be completely ruled out. To interpret such accidental captures, a control trap was set up beside each active trap. Control traps were exactly of the same type as the active ones, including the preservative liquid, the white thermometer and the bait vial, but the bait was omitted.

3 Results

3.1 Succession study with animal models

Nine species of Tachinidae (67 specimens) were collected from the animal models (**Tab 1**). All except one specimen (a single female of *Pseudogonia ruffrons*) were males. Nearly all specimens were collected during spring (except *Exorista xanthaspis*, which was collected in autumn), when the Mediterranean Diptera fauna shows its abundance.

Tab 1: Tachinidae captured on decomposing animal models. – Arrangement of species after HERTING & DELY-DRASKOVITS [1993].

Species	Number of specimens, Gender	Sampling Dates	Decomposition Stage	Trial	Hosts
<i>Exorista xanthaspis</i> (Wiedemann 1830)	1 male	October 2004	Advanced Decay	O1	Various families of Lepidoptera
<i>Exorista rendina</i> Herting 1975	3 males	May 2005	Active Decay, Advanced Decay	P1, P2	Confirmed hosts unknown, possibly Tenthredinidae (Hymenoptera)
<i>Baumhaueria goniaeformis</i> (Meigen 1824)	1 male	March 2005	Active Decay-Bloated	I1	Usually Lasio-campidae (Lepidoptera)
<i>Gonia</i> sp.	1 male	March 2005	Active Decay-Bloated	I1	Probably Noctuidae (Lepidoptera)
<i>Pseudogonia rufifrons</i> (Wiedemann 1830)	1 female	June 2005	Advanced Decay	P1	Noctuidae (Lepidoptera)
<i>Mintho rufiventris</i> (Fallén 1817)	1 male	May 2005	Advanced Decay	I1	Pyralidae, Sesiididae (Lepidoptera)
<i>Kirbya</i> sp	1 male	March 2005	Remains	V1	Unknown
<i>Zeuxia aberrans</i> (Loew 1847)	9 males	April–May 2005	Bloated, Active Decay, Advanced Decay	I1, I2, P1, P2	Cerambycidae (Coleoptera)
<i>Zeuxia zernyi</i> Mesnil 1963	49 males	April–May 2005	Bloated, Active Decay, Advanced Decay, Remains	O2, I1, I2, P1, P2	Cerambycidae (<i>Agapanthia</i> sp) (Coleoptera)

The single male specimen of *Gonia* sp could not be identified to species level because it was in bad condition. The collected *Kirbya* sp differs from *Kirbya moerens* (Meigen 1830) by the presence of pale hairs on the posteroventral half of the head, but because only a single specimen is available at present, it cannot be decided with certainty whether this is an abnormality or just represents a character of an as yet undescribed species.

The total number of adult Diptera specimens collected from the animal models during this investigation was 16145 (both adults and larvae reared until adult emergence). So the tachinid specimens represent 0.4 % of the material. The most abundant dipteran families were Calliphoridae, Muscidae, Sarcophagidae, Piophilidae, and Anthomyiidae.

222 – AIDA GÓMEZ-GÓMEZ et al

3.2 Ecological studies with carrion-baited traps

Fourteen species of Tachinidae (213 specimens), were collected using carrion-baited traps in the Community of Madrid and in the Natural Park “Hoces del río Riaza” (Tab 2). The gender ratio for the total of all specimens and species (115 males, 98 females) was more or less balanced.

The total number of Diptera specimens which were collected in the carrion-baited traps during both investigations was approximately 32000. So the tachinid specimens represent only 0.7 % of the material. The most abundant dipteran families were Calliphoridae, Muscidae, Sarcophagidae, and Heleomyzidae.

The traps in the Community of Madrid yielded 14 tachinid species (67 specimens). From the seven sampled ecosystems in that study (see Material and Methods), Tachinidae were absent only at the mesomediterranean holm oak forest on granite soil (MHGr).

Concerning the carrion-baited traps installed in the Natural Park “Hoces del río Riaza”, four species of Tachinidae (146 specimens) were collected. Tachinids were collected at all five environments sampled in that study (see Material and Methods). No tachinids were collected in the unbaited control traps.

All collected tachinid specimens (except the single specimen of *Pales pavid*a, which is medium-sized) belong to robust large species (body length about 10–14 mm).

4 Discussion

Decomposition is a continuous process in which different arthropod groups appear and disappear over time according to the evolution of the decomposition itself. Insect groups which have a larval development in cadavers or their remains are naturally involved in this process, but other insects are also regularly or occasionally observed on carrion. The question – which must be answered individually for every group – is: is the observed presence haphazard (ie is it due to factors other than the carrion itself), or is it due to a real attraction based on the carrion?

Concerning the results with the baited traps it must be concluded that the collected Tachinidae were attracted by the odour of the carrion. The unbaited control traps, which did not collect Tachinidae, provide strong evidence that other potentially attractive factors (eg the white coloured parts of the trap, shadow, or shelter) can be neglected in this case. Males and females were attracted in the same way.

Currently there is no satisfactory explanation why only large Tachinidae entered the traps. *Graphogaster vestita* Rondani 1868, which is a small tachinid of 3–4 mm body length was found as the only tachinid species in baited traps by MARTÍNEZ-SÁNCHEZ et al [2005]. Furthermore, the third author of the present paper recently identified two medium-sized tachinid species [*Blondelia nigripes* (Fallén 1810) and *Xylotachina diluta* (Meigen 1824)] which were collected in a baited trap in Italy. So it is unlikely that only large species would have a special preference for the specific odour of the traps. A possible explanation might be that only the collected species had a sufficient population density in the study areas during 2006 and 2007, but this cannot be confirmed because there were no field catches for comparison. Another hypothesis is that especially large species would need an additional intake of proteins to compensate for the higher muscle debilitation because of rapid flight (see below).

Are tachinids attracted to carrion as a site to find their hosts like some hymenopteran endoparasitoids [compare PAYNE 1971]?

Tachinids Associated with Carrion in the Centre of the Iberian Peninsula — 223

Tab 2: Tachinidae captured by carrion-baited traps. — Arrangement of species after HERTING & DELY-DRASKOVITS [1993].

Species	Number of specimens, Gender	Locality, Habitat	Dates (Month/Year)	Hosts
<i>Pales pavidus</i> (Meigen 1824)	1 male	Madrid (MHL)	IV/2007	Many Lepidoptera
<i>Bothria frontosa</i> (Meigen 1824)	6 males 1 female	Madrid (SHG, SOG)	IV/2007	Noctuidae (Lepidoptera)
<i>Gonia atra</i> (Meigen, 1826)	1 male	Madrid (MHG)	IV/2007	Noctuidae (Lepidoptera)
<i>Gonia bimaculata</i> (Wiedemann 1819)	1 male	Madrid (MHL)	VII/2006	Noctuidae (Lepidoptera)
<i>Gonia ornata</i> (Meigen 1826)	2 males 4 females	Madrid (MHL, MHG, OPG)	III/2007, IV/2007	Mainly Noctuidae (Lepidoptera)
<i>Gonia picea</i> (Robineau-Desvoidy 1830)	1 female	Madrid (SOG)	IV/2007	Noctuidae (Lepidoptera)
<i>Tachina casta</i> (Rondani 1859)	2 females	Madrid (MHL, SOG)	IX/2006, X/2006	Unknown
<i>Tachina fera</i> (Linnaeus 1761)	2 males 3 females	Madrid (MHL, SOG); Riaza (HP)	VII/2006, V/2007	Noctuidae (Lepidoptera)
<i>Tachina magnicornis</i> (Zetterstedt 1844)	27 males 38 females	Madrid (MHL, SHG, SOG, OPG); Riaza (HP, S, HO, PO, RS)	VII/2006, VIII/2006, IV/2007, V/2007, VI/2007, VII/2007, VIII/2007, IX/2007	Noctuidae (Lepidoptera)
<i>Tachina praeceps</i> (Meigen 1824)	10 females	Madrid (SHG, SOG)	VI/2006, VII/2006	Usually Lymantriidae and Lasio-campidae (Lepidoptera)
<i>Peleteria iavana</i> (Wiedemann 1819) [= <i>P. varia</i> auctt.]	39 males 16 females	Madrid (SOG); Riaza (HP, S, PO, RS)	VI/2006, VI/2007, VII/2007, VIII/2007	Noctuidae (Lepidoptera)
<i>Peleteria meridionalis</i> (Robineau-Desvoidy 1830)	1 male	Madrid (SOG)	IV/2007	Unknown
<i>Peleteria rubescens</i> (Robineau-Desvoidy 1830)	25 males 22 females	Madrid (MHL); Riaza (S, HO, PO, RS)	VI/2006, VI/2007, VII/2007	Usually Noctuidae (Lepidoptera)
<i>Linnaemya vulpina</i> (Fallén 1810)	10 males 1 female	Madrid (MHS, SHG)	VI/2006, VII/2006, VIII/2006, V/2007	Noctuidae (Lepidoptera)

This seems unlikely, because although Tachinidae have a wide variety of hosts (phytophagous, developing in soil or decaying wood), necrophagous insects are not among them. Many insect groups have been reared from cadavers, but Tachinidae were never found in such rearings.

The interpretation of the tachinid findings on the pigs is slightly more difficult. The odour of the carrion might be the main attractive criterion as it was in the case of the baited traps, but also other factors might play a role. As practically all specimens collected on the pigs were males, it cannot be ruled out that the animal models were used for the meeting of the sexes. When the wire mesh cage was removed for handling and collecting, the carrion represented an elevated point in the open landscape (comparable to a big stone, rock or bush). Males of many tachinid species are known to use such elevated points for the visual recognition of females flying in the vicinity. This specific behaviour can easily be interpreted as such when observed, but as there was no detailed study of this in the present study, the question remains unsolved.

More likely, indeed, is that the majority of the adults was more or less attracted by the odour and that the flies were sucking fluids or minerals on the surface of the carrion. It may occur in Tachinidae that also uncommon substrates can rarely serve as sources of food or mineral intake. So it is not uncommon that – under certain weather conditions – tachinid adults suck sweat on the (living) human body [personal observations of the third author]. Tachinids were very rarely known visiting human faeces [eg BLACKITH & BLACKITH 1993], and the third author of the present paper once observed a tachinid on fox dung, and he also identified several tachinids collected in beer- and vinegar-traps [unpublished notes]. Tachinidae have been observed drinking seawater [BARANOV 1938; only on a single day and then never again], and POHJOISMÄKI [2007] reports a number of tachinid species feeding on the sap run of birch trees.

Such uncommon sources of food will most probably be used only occasionally when available, but it is unlikely that they are indispensable for Tachinidae, otherwise observations of such activity would be much more common. Tachinidae – developing as endoparasitoids of insects – ingest sufficient proteins during their larval stage to enable development of their eggs. In contrast to some other groups (eg bloodsucking Tabanidae or Culicidae), females of Tachinidae do not need protein as adults for the development of their eggs or young larvae inside the body. For the maintenance of life, on average just one or two months, only carbohydrates (most often from nectar or honey dew) are needed. As far as is known, Tachinidae also do not use pollen as nutrition – nectar is sufficient for them [HERTING 1960]. However, HALL & WILLMOTT [2000] suggested that some species of Riodinidae (Lepidoptera) eventually feed on carrion to add a protein supply and compensate the higher muscle debilitation because of rapid flight. Laboratory studies would be necessary to find out if this also applies to Tachinidae.

The fact that several species (eg *Zeuxia zernyi*) were collected more commonly than others on the carrion is not proof that they have a special preference for carrion, because the population density of the tachinid species at the study site was not investigated. Possibly the host *Agapanthia* sp had a strong development in the year before on thistles (which are common plants on the succession study site), hence enabling a high population density of its tachinid parasitoid, *Z. zernyi*. But, specific investigation of this hypothesis would be needed for confirmation.

Nine tachinid species among 67 specimens observed on the animal models, and 14 species among 213 specimens collected in the baited traps sounds much, but compared with other dipteran families gathered during the present studies it nevertheless stands for a relatively low percentage (see chapter 3).

Also the known literature records [PAYNE 1965, MCKINERNEY 1978, ANDERSON & VAN-LAERHOVEN 1996, CARVALHO et al 2000, MARTÍNEZ-SÁNCHEZ et al 2005, MARTINEZ et al 2007] show that Tachinidae never played an important role on carrion, they were found only in a few species and usually low numbers of specimens among representatives of other dipteran families.

It must also be taken into consideration that there are many more investigations which did not yield Tachinidae on carrion [eg GRASSBERGER & FRANK 2004, SZPILA et al 2006, FIEDLER et al 2008. Krzysztof Szpila, however, informed us [unpublished pers comm] that he found several Tachinidae in a subsequent study in Poland.

5 References

- ANDERSON G S & VANLAERHOVEN S L [1996]: Initial studies on insect succession on carrion in South-western British Columbia. – *J Forensic Sci* **41**: 617–625; West Conshohocken, Philadelphia/USA.
- BARANOV N [1938]: Raupenfliegen (Tachiniden s l) welche auf der Adria-Insel Pag beim Trinken von Meerwasser gefangen wurden. – *Encycl ent B II (Diptera)* **9**: 103–107; Paris/France.
- BAZ A & CIFRIÁN B [2007]: Catálogo de los insectos carroñeros del Parque Natural “Hoces del río Riaza” (Maderuelo, Montejo de la Vega de la Serrezuela y Valdevacas de Montejo). – Estudio realizado para la Consejería de Medio Ambiente de la Comunidad Autónoma de Castilla y León [unpublished technical report, 40 pp]; Alcalá de Henares/España.
- BAZ A, CIFRIÁN B, DÍAZ-ARANDA L M & MARTÍN-VEGA D [2007]: The distribution of adult blow-flies (Diptera: Calliphoridae) along an altitudinal gradient in Central Spain. – *Ann Soc Ent Fr* **43**: 289–296; Paris/France.
- BLACKITH R E & BLACKITH R M [1993]: Differential attraction of calyprate flies (Diptera) to faeces. – *J nat Hist* **27**: 645–655; London/Britain.
- CARVALHO L M L, THYSSSEN P J, LINHARES A X & PALHARES F A B [2000]: A checklist of arthropods associated with pig carrion and human corpses in southeastern Brazil. – *Mem Inst Oswaldo Cruz* **95**: 135–138; Rio de Janeiro/Brasil.
- CATTS E P & GOFF M L [1992]: Forensic entomology in criminal investigations. – *A Rev Ent* **37**: 253–272; Stanford/USA.
- EGGLETON P & GASTON K J [1992]: Tachinid host ranges: a reappraisal (Diptera: Tachinidae). – *Entomologists Gaz* **43**: 139–143; Brightwood/Britain.
- FIEDLER A, HALBACH M, SINCLAIR B & BENECKE M [2008]: What is the edge of a forest? A diversity analysis of adult Diptera found on decomposing piglets inside and on the edge of a Western German woodland inspired by a courtroom question. – *Entomologie heute* **20**: 173–191; Solingen/Deutschland.
- GÓMEZ-GÓMEZ A, MARTÍN-VEGA D, BOTÍAS-TALAMANTES C, BAZ-RAMOS A & DÍAZ-ARANDA L M [2007]: La Entomología Forense en España: pasado, presente y perspectivas de futuro. – *Cuad Med forense* **13** (47): 21–32; Sevilla/España.
- GRASSBERGER M & FRANK C [2004]: Initial study of arthropod succession on pig carrion in a Central European urban habitat. – *J medic Ent* **41**: 511–523; College Park, Maryland/USA.
- HALL J P W & WILLMOTT K R [2000]: Patterns of feeding behaviour in adult male Riodinid butterflies and their relationship to morphology and ecology. – *Biol J Linn Soc* **69**: 1–23; Oxford/Britain.
- HERTING B [1960]: Biologie der westpaläarktischen Raupenfliegen (Dipt., Tachinidae). – *Monogr angew Ent* **16**: 188 pp; Hamburg and Berlin/Deutschland.
- HERTING B & DELY-DRASKOVITS A [1993]: Family Tachinidae. – In: SOÓS A & PAPP L (Ed): *Catalogue of Palaearctic Diptera* **13**: 118–624; Hungarian Natural History Museum, Budapest/Magyar.
- IRWIN M E, SCHLINGER E I & THOMPSON F C [2003]: Diptera, true flies. – In: GOODMAN S M & BENSTEAD J P (ed): *The natural history of Madagascar*: 692–702. – University of Chicago Press, Chicago/USA and London/Britain.
- IZCO J [1984]: Madrid verde. – Instituto de Estudios Agrarios, Pesqueros y Alimentarios; Madrid/España.
- KARCZEWSKI, J [1967]: Observations on flower-visiting species of Tachinidae and Calliphoridae (Diptera) [in Polish]. – *Fragm Faun* **13**: 407–484; Warszawa/Polska.
- MARTÍN-VEGA D [2007]: Distribución y estacionalidad de los Silphidae (Coleoptera) necrófagos en los ecosistemas naturales de la Comunidad de Madrid. – Master Thesis, Universidad de Alcalá de Henares; Alcalá de Henares/España.
- MARTINEZ E, DUQUE P & WOLFF M [2007]: Succession pattern of carrion-feeding insects in Paramo, Colombia. – *Forensic Sci Int* **166**: 182–189; Shannon/Éire.

226 – AIDA GÓMEZ-GÓMEZ et al

- MARTÍNEZ-SÁNCHEZ A, MARCOS-GARCÍA M A & ROJO S [2005]: Biodiversidad de la comunidad de dípteros sarcosaprófagos en ambientes insulares del sudeste Ibérico (Diptera: Calliphoridae, Muscidae, Sarcophagidae). – *Nouv Revue Ent* **22**: 251–265; Toulouse/France.
- McKINNEY M [1978]: Carrion communities in the northern Chihuahuan desert. – *Southwest Naturalist* **23**: 563–576; Austin, Texas/USA.
- MELLINI E [1990]: Sinossi di biologia dei Ditteri Larvevoridi. – *Boll Ist Ent Univ Bologna* **45**: 1–38; Bologna/Italia.
- MORÓN M A & TERRÓN R A [1984]: Distribución altitudinal y estacional de los insectos necrófilos en la Sierra de Norte de Hidalgo, México. – *Acta zool mex (N S)* **3**: 1–47; Xalapa/México.
- NEWTON A & PECK S B [1975]: Baited pitfall traps for beetles. – *Coleopterists' Bull* **29**: 45–46; Gainesville, Florida/USA.
- PAYNE J A [1965]: A summer carrion study of the baby pig *Sus scrofa* Linnaeus. – *Ecology* **46**: 592–602; Washington/USA.
- PAYNE J A [1971]: Hymenoptera associated with pig carrion. – *Proc Ent Soc Wash* **73**: 132–141; Lawrence, Kansas/USA.
- POHOJSMÄKI J [2007]: Early season parasitic flies (Diptera, Tachinidae) visiting sap runs on birch trees in eastern Finland. – *Tachinid Times* **20**: 1–4; Ottawa/Canada.
- RIVAS MARTÍNEZ S [1982]: Mapa de las series de vegetación de Madrid. – Diputación de Madrid; Madrid/España.
- RIVERA-CERVANTES L E & GARCÍA-REAL E [1998]: Análisis preliminar sobre la composición de los escarabajos necrófilos (Coleoptera: Silphidae y Scarabeidae) presentes en dos bosques de pino (uno dañado por el fuego), en la estación científica Las Joyas, Sierra de Manantlan, Jalisco, México. – *Dugesiana* **5**: 11–22; Guadalajara/México.
- STIREMAN III J O & SINGER M S [2003]: Determinants of parasitoid-host associations: insights from a natural tachinid-lepidopteran community. – *Ecology* **84**: 296–310; Washington/USA.
- SZPILA K, MATUSZEWSKI S, BAJERLEIN D & KONWERSKI S [2006]: Calyptata flies in initial studies of succession patterns of pig carrion in Central Europe. – In: SUWA M (ed): Abstracts volume, 6th International Congress of Dipterology: 253; Kyushu University, Fukuoka/Nippon.
- TSCHORSNIG H-P & HERTING B [1994]: Die Raupenfliegen (Diptera: Tachinidae) Mitteleuropas: Bestimmungstabellen und Angaben zur Verbreitung und Ökologie der einzelnen Arten. – *Stuttg Beitr Naturk (A)* **506**: 170 pp; Stuttgart/Deutschland.
- TSCHORSNIG H-P & RICHTER V A [1998]: Family Tachinidae. – In: PAPP L & DARVAS B (ed): Contributions to a manual of Palearctic Diptera **3** (Higher Brachycera): 691–827; Science Herald, Budapest/Magyar.
- TSCHORSNIG H-P, RICHTER V A, CERRETTI P, ZEEGERS T, BERGSTRÖM C, VANHARA J, VAN DE WEYER G, BYSTROWSKI C, RAPER C, ZIEGLER J. & HUBENOV Z [2004]: Tachinidae. – *Fauna Europaea Service*, <http://www.faunaeur.org>, accessed 02 July 2009.
- ZOEBELEIN G [1956]: Der Honigtau als Nahrung der Insekten. – *Z angew Ent* **38**: 369–416; Berlin/Deutschland.

Acknowledgements: This work has been funded by the Spanish Ministry of Science and Technology (Research Project BOS2003-00400) and by the University of Alcalá (PI2003/016). We want to thank the director and staff of the Natural Park “Hoces del Río Riaza” for their support during the study, and we are grateful to Dr Martin J R Hall (London) for linguistic corrections. The third author is indebted to Dr Krzysztof Szpila (Toruń) and Dr Bernhard Merz (Genève) for providing some information.

Authors' addresses: Dr Hans-Peter Tschorsnig, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, 70191 Stuttgart, Deutschland. E-mail: tschorsnig.smns@naturkundemuseum-bw.de
 Aida Gómez-Gómez, Daniel Martín-Vega, Dr Arturo Baz, Dr Blanca Cifrián, Dr Luisa Díaz-Aranda, Departamento de Zoología y Antropología Física, Universidad de Alcalá, Carretera Barcelona km 33.6, 28871 Alcalá de Henares, España.

E-mails: aida.gomez@uah.es, daniel.martineve@uah.es, arturo.baz@uah.es, blanca.cifrian@uah.es, luisam.diaz@uah.es

***Prochyliza nigricornis* (Meigen, 1826) (Diptera: Piophilidae): nueva especie para la fauna de la Península Ibérica**

***Prochyliza nigricornis* (Meigen, 1826) (Diptera: Piophilidae): new species for the fauna of the Iberian Peninsula**

Los Piophilidae, de hábitos fundamentalmente necrófagos, son una familia de dípteros relativamente poco estudiada. La única excepción es la especie *Piophila casei* (Linnaeus, 1758), que debido a su marcada sinantropía, su interés sanitario y forense y su importancia en la industria alimentaria (RUSSO *et al.*, 2006) ha sido objeto de una mayor atención. Sin embargo, otras especies de la misma familia son también frecuentes sobre la carroña y pueden llegar a producir igualmente daños económicos en la industria alimentaria (ZUSKA & LAŠTOVKA, 1965).

En la Península Ibérica se ha registrado hasta el momento la presencia de diez especies de Piophilidae (CARLES-TOLRÁ HJORTH-ANDERSEN, 2002; GÓMEZ-GÓMEZ *et al.*, 2009; CARLES-TOLRÁ *et al.*, 2010; MARTÍN-VEGA *et al.*, 2010). En la presente nota se cita por primera vez para la Península la especie *Prochyliza nigricornis* (Meigen, 1826) a partir de ejemplares capturados mediante trampas cebadas con calamar en un estudio sobre las comunidades de insectos necrófagos del centro peninsular. Dichas trampas estuvieron cebadas y operativas durante siete días cada mes, a lo largo de un año completo (junio de 2006 a mayo de 2007). Unos esquemas detallados de las trampas utilizadas y de las localidades muestreadas pueden encontrarse respectivamente en BAZ *et al.* (2007) y BAZ *et al.* (2010).

Material estudiado: Lozoya (Madrid) (UTM 30T 436780, 4533579): II-2007, 2 ♂♂; IV-2007, 3 ♂♂; El Escorial (Madrid) (UTM 30T 399940, 4481102): IV-2007, 1 ♂.

El género *Prochyliza* Walker, 1849 se diferencia de otros géneros de la tribu Piophilini, subtribu Piophilina, por la ausencia de fuertes sedas humerales y por presentar el mesonoto y el anepisternum uniformemente sedosos y el anepimeron desnudo. La especie *P. nigricornis* puede identificarse a su vez por presentar las coxas frontales, mejillas, antenas y palpos de color negro (MCALPINE, 1977).

P. nigricornis ha sido capturada en la naturaleza sobre cadáveres de aves (STUKE, 2008) y de mamíferos (DUDA, 1924), así como en mataderos (ZUSKA & LAŠTOVKA, 1965). Se trata de una especie poco frecuente y poco conocida (STUKE, 2008; ZUSKA & LAŠTOVKA, 1965). ZUSKA & LAŠTOVKA (1965) sólo pudieron capturar un número escaso de machos, al igual que ha ocurrido en este estudio, aunque parece que las mayores proporciones de machos son frecuentes en las capturas de varias especies de Piophilidae (BONDURIANSKY & BROOKS, 1999).

Hasta el momento, *P. nigricornis* había sido citada de Alemania, Eslovaquia, Holanda y República Checa (OZEROV, 2004), Suiza y Reino Unido (STUBBS & CHANDLER, 2001). Hay que destacar, sin embargo, que MORAGUES Y DE MANZANOS (1894) citó esta especie, con el nombre de *Piophila nigricornis* Meigen, en la isla de Mallorca. Esta información fue recogida por ARIAS ENCOBET (1912), pero no se incluye en CARLES-TOLRÁ HJORTH-ANDERSEN (2002) por considerarse que las identificaciones de MORAGUES Y DE MANZANOS (1894) no son fiables. La presente cita de *P. nigricornis* en la Península Ibérica, supone por tanto una nueva adición al inventario de especies de dípteros de la fauna española, aumentando los Piophilidae a 11 especies.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Dr. Miguel Carles-Tolrá la ayuda prestada en las primeras identificaciones de ejemplares de Piophilidae y sus comentarios sobre el presente manuscrito. Este trabajo ha sido financiado por el Ministerio de Ciencia y Tecnología (Proyecto BOS2003-00400). Los permisos necesarios para el trabajo de campo fueron concedidos por la Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio de la Comunidad de Madrid y por Patrimonio Nacional.

BIBLIOGRAFÍA

- ARIAS ENCOBET, J., 1912. Datos para el conocimiento de la distribución geográfica de los dípteros de España. *Memorias de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 7(2): 61-246.
- BAZ, A., B. CIFRIÁN, L.M. DÍAZ-ARANDA & D. MARTÍN-VEGA, 2007. The distribution of adult-blowflies (Diptera: Calliphoridae) along an altitudinal gradient in Central Spain. *Annales de la Société Entomologique de France*, 43: 289-296.
- BAZ, A., B. CIFRIÁN, D. MARTÍN-VEGA & M. BAENA, 2010. Phytophagous insects captured in carrion-baited traps in Central Spain. *Bulletin of Insectology*, 63(1): 21-30.
- BONDURIANSKY, R. & R.J. BROOKS, 1999. Reproductive allocation and reproductive ecology of seven species of Diptera. *Ecological Entomology*, *Boln. Asoc. esp. Ent.*, 34 (1-2): 249-251, 2010

PROCHYLIZA NIGRICORNIS (MEIGEN, 1826) (DIPTERA: PIOPHILIDAE):...

251

24: 389-395. CARLES-TOLRÁ, M., P. C. RODRÍGUEZ & J. VERDÚ, 2010. *Thyreophora cynophila* (Panzer, 1794): collected in Spain 160 years after it was thought to be extinct (Diptera: Piophilidae: Thyreophorini). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 46: 1-7. CARLES-TOLRÁ HJORTH-ANDERSEN, M. (coord.), 2002. Catálogo de los Díptera de España, Portugal y Andorra (Insecta). *Monografías de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 8: 1-323. DUDA, O., 1924. Revision der europäischen u. grönländischen sowie einiger südostasiat. Arten der Gattung *Piophila* Fallén (Dipteren). *Konowia*, 3: 97-113. GÓMEZ-GÓMEZ, A., L.M. DÍAZ-ARANDA & V. MICHELSEN, 2009. Rediscovery of *Centrophlebomyia furcata* (Fabricius, 1794) (Diptera: Piophilidae) in Europe. *Studia dipterologica*, 15(2008): 237-241. MARTÍN-VEGA, D., A. BAZ & V. MICHELSEN, 2010. Back from the dead -*Thyreophora cynophila* (Panzer) (Diptera: Piophilidae), 'globally extinct': fugitive in Spain. *Systematic Entomology*, 35: en prensa. MCALPINE, J.F., 1977. A revised classification of the Piophilidae, including 'Neottiophilidae' and 'Thyreophoridae' (Diptera. Schizopora). *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 103: 1-66. MORAGUES Y DE MANZANOS, F., 1894. Insectos de Mallorca. *Anales de la Sociedad Española de Historia Natural*, 23: 73-87. OZ-EROV, A.L., 2004. Fauna Europaea: Piophilidae. En: Pape, T. (ed.) (2004) Fauna Europaea: Diptera. Fauna Europaea versión 1.1 [en línea]. Disponible en web: <<http://www.faunaeur.org>> [Consulta: 05 feb. 2010]. RUSSO, A., G.E. COCUZZA, M.C. VASTA, M. SIMOLA & G. VIRONE, 2006. Life fertility tables of *Piophila casei* L. (Diptera: Piophilidae) reared at five different temperatures. *Environmental Entomology*, 35(2): 194-200. STUBBS, A. E. & P.J. CHANDLER, 2001. A provisional key to British Piophilidae (Diptera) and *Parapiophila flavipes* (Zetterstedt, 1847) new to Britain. *Dipterists Digest*, 8: 71-78. STUKE, J.-H., 2008. Die Tephritoidea (Diptera) Niedersachsens und Bremens. *Abhandlungen Naturwissenschaftlicher Verein zu Bremen*, 46(2): 329-355. ZUSKA, J. & P. LAŠTOVKA, 1965. A review of the Czechoslovak species of the family Piophilidae with special reference to their importance to food industry (Diptera, Acalyptata). *Acta Entomologica Bohemoslovaca*, 62: 141-157.

Recibido: 10-02-2010. Aceptado: 28-04-2010. Publicado online el 30-06-2010

ISSN: 0210-8984

Daniel Martín-Vega* y Arturo Baz*

* Departamento de Zoología y Antropología Física. Facultad de Biología. Universidad de Alcalá. E-28871 Alcalá de Henares. Madrid (Spain). daniel.martinve@uah.es, arturo.baz@uah.es



Back from the dead: *Thyreophora cynophila* (Panzer, 1798) (Diptera: Piophilidae) 'globally extinct' fugitive in Spain

DANIEL MARTÍN-VEGA¹, ARTURO BAZ¹ and
VERNER MICHELSEN²

¹Departamento de Zoología y Antropología Física, Universidad de Alcalá, Alcalá de Henares, Spain and ²Entomological Department, Zoological Museum, Natural History Museum of Denmark, University of Copenhagen, Copenhagen, Denmark

Abstract. We report on a sensational find in central Spain of six specimens of *Thyreophora cynophila* (Panzer, 1798), a colourful, strange-looking piophilid fly living on carcasses of big mammals in advanced stages of decay. Published data suggest that the species is known exclusively from central western Europe (Germany, Austria and France), and was observed last near Paris, France, in the late 1840s, i.e. more than 160 years ago. Accordingly, *T. cynophila* was placed in 2007 as the only dipteran on a list of recent European animals considered to be globally extinct. Collection-based data from all 16 known extant specimens found in seven European natural history museums revealed a specimen without date of *T. cynophila* from Algiers, Algeria. The status of the three thyreophorine piophilids known from Europe is summarized. For the smallest species we reinstate the name *Centrophlebomyia anthrophophaga* (Robineau-Desvoidy, 1830) with *Centrophlebomyia orientalis* Hendel, 1907 as a subjective junior synonym (**syn.n.**). We speculate as to why thyreophorines, and *T. cynophila* in particular, have evaded detection for so long.

Introduction

One of the most controversial aspects in biodiversity conservation politics is the significant differences in extinction rate estimates among taxa, being two orders of magnitude higher for vertebrates than for insects (McKinney, 1999). Similar disparities among vertebrates and insects occur in the apparent percentage of threatened species (May *et al.*, 1995), with little use of insects as 'flag species' for conservation biology (Kellert, 1993). Paradoxically, insects represent most of the global species richness, so the greatest number of extinctions potentially come from this group (Mawdsley & Stork, 1995).

Maybe one of the few cases in which the extinction of an insect species seemed to be well documented is the

European *Thyreophora cynophila* (Panzer, 1798), a dipteran of the cheese- and bone-skipper family Piophilidae, which has acquired almost mythical status. The reasons are many: (i) its strange-looking and colourful appearance (Figs 1, 2); (ii) its attraction to big mammalian carcasses, preferably of odd-toed ungulates, in advanced stages of decay; (iii) its strange phenology, being active only during the cool season (January to March), and preferably after dark; (iv) its alleged capacity of emitting a luminous shine from its large, bright-orange head (Osten-Sacken, 1878); (v) although the species was described first in 1798, and in subsequent decades was recorded from various places in central western Europe, no further specimens have been observed or collected after 1850; (vi) only a few 160-year-old or older specimens exist today in a few of the largest natural history museums of Europe; (vii) it has long been considered as probably extinct within its former distribution area in the heart of western Europe (Germany, France and Austria); (viii) on a list of European animals considered to be globally extinct, Fontaine *et al.* (2007) placed *T. cynophila* as the only dipteran; (ix) *T. cynophila* was

Correspondence: Daniel Martín-Vega, Departamento de Zoología y Antropología Física, Universidad de Alcalá Facultad de Ciencias, Ctra. Madrid-Barcelona, km 33.6, 28871, Alcalá de Henares, Madrid, Spain. E-mail: daniel.martinve@uah.es

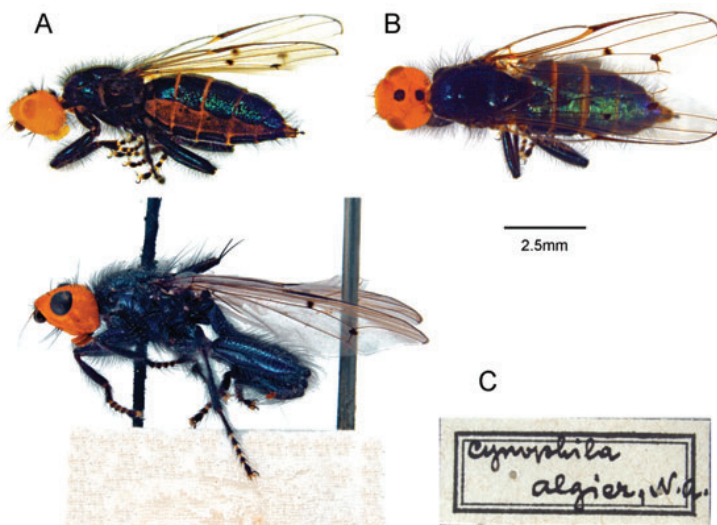


Fig. 1. *Thyreophora cynophila* (Panzer, 1798). (A) Female, lateral view, from Pto de La Morcuera, Madrid Community, Spain, February 2007; (B) same, dorsal view; (C) male, old specimen from Algeria in the Vienna Museum.

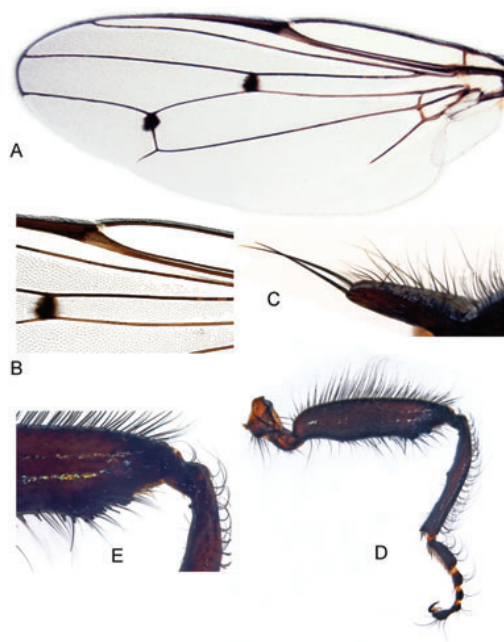


Fig. 2. *Thyreophora cynophila* (Panzer, 1798), male from Pto de La Morcuera, Madrid Community, Spain, February 2007. (A) Left wing; (B) detail of same; (C) scutellum; (D) left hind leg; (E) detail of same. Shown on different scales.

claimed as the first case of a dipteran species eradicated by humans in historical times (Courtney *et al.*, 2009).

Against this background, quite unexpectedly some semi-buried, squid-baited traps, which had been operating for a week in January and February 2007 in an oak and in a holm-oak forest near Madrid (Spain), contained six metallic deep-blue flies with a big, orange head (Fig. 1A, B; 2A–E). Evidently two surviving populations of *T. cynophila* had been discovered.

Materials and methods

Sarcosaprophagous insects were studied in natural habitats in Madrid Province, central Spain from June 2006 to May 2007 using carrion-baited traps at 21 localities (Baz *et al.*, 2007). Traps were baited with dead squid once a month, and were emptied 7 days later for trapped specimens and bait. Three traps were placed in each locality, so 63 traps were sampled each month, and at the end 756 samples were obtained (63 traps \times 12) (Baz *et al.*, 2010).

Depositories referred to as the 'Berlin Museum', 'Vienna Museum', etc. are given in full in Table S1.

Results

Material examined. SPAIN: Madrid Prov.: Lozoya, 1121 m a.s.l. (UTM 30T 436780, 4533579), one male, February 2007; Pto de La Morcuera, 1440 m a.s.l. (UTM 30T 428653, 4525428), two males and one female, January 2007, one male and one female, February 2007 (D. Martín-Vega & A. Baz). Deposited in the Copenhagen Museum.

More than 22 000 specimens belonging to some 80 species of sarcosaprophagous Diptera came from the 756 samples. A greater number of species were present in large numbers and in many samples. As an example, over 1000 specimens of the piophilid *Prochyliza nigrimana* (Meigen, 1826) were trapped. The large necrophagous piophilid *T. cynophila* was represented by only six individuals in two localities of the 21 sampled. The first locality, near Lozoya, is a meadow at 1295 m a.s.l. in a supra-Mediterranean, deciduous holm-oak forest (*Quercus ilex* L.) on granite soil, frequented by cattle. The annual mean temperature in the sample area is 11°C, with min/max values of –11°C/24°C during sampling. The second locality, near Pto de La Morcuera (municipality of Rascafría), is a meadow at 1440 m a.s.l. in a supra-Mediterranean, deciduous oak forest (*Quercus pyrenaica* Willd.) on granite soil, with an annual mean temperature of 9°C, and with min/max values of –12°C/19°C during sampling.

Discussion

Taxonomy

Thyreophora cynophila (Panzer, 1798)
(Figs 1, 2)

Musca cynophila Panzer, 1798: 22.

Thyreophora cynophila (Panzer); Meigen 1803: 276.

Thyreophora cynocephala; Becker 1905: 21. Incorrect subsequent spelling of *Thyreophora cynophila*.

The German physician, botanist and entomologist G.W.F. Panzer (1755–1829) is best known as the author from 1792 to 1810 of *Faunae insectorum germaniae initiae*, one of the finest early post-Linnean book series in systematic entomology. It appeared in a characteristic oblong octavo format, with each species treated on two opposed pages: on the left, with a hand-coloured engraving of the species prepared by one of the finest illustrators of plants and insects of the time, Jacob Sturm (1771–1848); on the right, with Panzer's text in Latin giving the name, references and a description. In this manner Panzer (1798) described the 'Hundefliege' or 'dog fly', *Musca cynophila*, as found on the carcass of a dog in Mannheim (Germany). The original illustration (Figure S1A) and the accompanying description are of a dipteran so striking in appearance that it cannot be confused with any other dipteran occurring in Europe. It was nearly 10 mm long with a bright-orange head with two mid-dorsal black marks, small eyes, body and legs metallic blue, wings clear with two black marks, scutellum very long and hind legs notably stout. The last two characters indicate that the depicted specimen was a male.

Acknowledging the remarkable appearance of *Musca cynophila*, Meigen (1803) proposed a new genus, *Thyreophora*, for it. The name means 'shield bearer' and alludes to the enlarged scutellum (Fig. 2C) of the male. Incidentally, *Thyreophora* is a name also in use for a suborder of armoured ornithischian dinosaurs.

A few additional species were assigned subsequently to or described in *Thyreophora*, but these are recognized currently in other genera that are also characterized by a prolonged and flattened scutellum, particularly in the males. This group of acalyptrate genera had been classified earlier in their own family, Thyreophoridae, but already Paramonov (1954) recommended their inclusion in the Piophilidae. This was adopted by McAlpine (1977), who argued convincingly that the family Piophilidae is paraphyletic without inclusion of the thyreophorine genera. Most subsequent authors have accepted this, and the group has been ranked either as a piophilid subtribe (Thyreophorina) or tribe (Thyreophorini). Currently it includes the following genera: *Thyreophora* Meigen, 1803 (one species, western Palaearctic), *Centrophlebomyia* Hendel, 1903 (two species, west Palaearctic, northern Oriental), *Prothyreophora* Ozerov, 1984 (one species, eastern Palaearctic), *Dasyphlebomyia* Becker, 1914 (one species, Afrotropical), *Bocainamyia* Albuquerque, 1953 (two species, Neotropical) and *Piophilosoma* Hendel, 1917 (five species, Australian). In his phylogenetic analysis, McAlpine (1977) arrived at the surprising result that *Thyreophora* is the sister group of the Australian genus *Piophilosoma*.

The genus *Thyreophora* (and only included species *T. cynophila*) differs from other thyreophorine genera by the following combination of characters: head brightly orange, contrasting with metallic bluish to greenish black body and legs (Fig. 1); anepisternum with long, dense setulae, but without a strong hind marginal seta; disc of scutellum with long, dense setulae (Fig. 2C); wing (Fig. 2A) with two rounded, black marks on cross-vein r–m and on anterior part of cross-vein dm–cu; vein C (Fig. 2B) bare except for anterior and anteroventral rows of fine, close-set setulae.

Existing information on *T. cynophila*

From the literature. The published information on the occurrence and habits of *T. cynophila* is summarized below in chronological order.

1. The original description by Panzer (1798) was based on a single specimen according to Meigen (1826) and von Röder (1882), which was a male found in Mannheim on the carcass of a dog. The holotype (Figure S1A) has been considered lost, but see below under point 8.
2. The next record is by Meigen (1826), who found specimens originating from France in the large insect collection of M. Baumhauer. Meigen even illustrated both sexes in colour (Figure S1B), but regrettably the numerous colour plates of European Diptera were not published until long after his death, by Morge (1976).
3. Robineau-Desvoidy (1830) stated that *T. cynophila* was extremely rare in France. He knew of two or three observations, all from the Paris area, on strongly decomposed carcasses of various big mammals. He was also told that a specimen in the possession of A.L.M. Le Peletier had been caught at night in a cavalry stable, allegedly given away

610 D. Martín-Vega et al.

by its luminous head! He received a further specimen for his collection from L.-A. Bosc d'Antic.

4. Macquart (1835) provided a dramatic description of the nocturnal habits of *T. cynophila* that in translation says, 'In the dark shine from their luminous heads they jump upon partly skeletonized carcasses to feed on the last animal remains'. It is unlikely that this alleged case of bioluminescence was based on personal observations. Rather, he was told so by Le Peletier, or merely elaborated on what Robineau-Desvoidy (1830) wrote about this species. Macquart's sketchy but unmistakable illustration of the male fly (Figure S1C) indicates that he had access to authentic material.
5. Robineau-Desvoidy (1842) noted briefly that on 26 January 1836, soon after the snow had melted, he found several specimens of *T. cynophila* on carcasses of horse and donkey.
6. Robineau-Desvoidy (1849) reported some new observations of *T. cynophila* made by himself in January and February on carcasses of horse, donkey and mule. He concluded that the fly had a preference for carcasses of odd-toed ungulates, and further stated that he could not verify the claimed luminosity of this fly's head by his own observations. Apparently these were the last published field observations of *T. cynophila*.
7. All post-1850 reports on *T. cynophila* were made by authors who knew the species only from pinned specimens preserved in the insect collections of a few European natural history museums. Thus, Schiner (1862) recorded the species for the first time from Austria, based on specimens he had seen in the Vienna Museum.
8. During the present study we noticed that von Röder (1882) in a footnote stated that he possessed the original specimen of *Musca cynophila* Panzer, 1798. Actually, Röder's Diptera collection at the Zoological Institute in Halle (Saale) contains two old male specimens of *T. cynophila*. One bears an old identification label, possibly in J.W. Meigen's hand, and therefore we consider this male as the holotype of *M. cynophila*.
9. Mégnin (1894), in his celebrated 'La faune des cadavres', placed '*Tyreophora* [sic] *cynophila*' and other 'tyreophores' in the 'fifth squad' of arthropods taking over in the decomposition of carrion. However, he probably based this on evidence from existing literature rather than his own observations.
10. Becker (1902) stated that he knew about specimens of *T. cynophila* in the collections of the Vienna and Paris Museums.
11. Ségué (1932, 1934) summarized the existing records and observations of *T. cynophila* in France and Germany, and presented a fine colour illustration of the male (Figure S1D).
12. Sack (1939), in a revision of Palaearctic Thyreophoridae, stated that *T. cynophila* was a rare central and southern European species, but apparently was more common to the south. Unfortunately, no evidence for this range extension

was given, and has thus been widely ignored by subsequent authors.

13. Lindner (1949) published an illustration (Figure S1E) of a female *T. cynophila* from the collections of the Vienna Museum.
14. Ségué (1950) noted that *T. cynophila* had not been observed or collected in the field during the last 100 years.

From the collections. A request was sent to collection managers at 16 natural history museums housing major insect collections to assess the total holdings of *T. cynophila* in terms of sex and depository for all extant specimens, along with their label data. The results are provided in Table S1.

A total of 16 specimens (eight males, seven females and one unknown sex) were found in the museums of Paris (four), Vienna (four), Halle (Saale) (two), Stockholm (two), Berlin (two), Copenhagen (one) and London (one). Most specimens originate from France ('Gallia'), some specifically from Paris or Lyon, but the holotype of Panzer's *M. cynophila* from Germany (Mannheim) has evidently survived in the Röder Collection of Diptera in Halle (Saale). Schiner (1862) recorded *T. cynophila* from Austria based on material in the Vienna Museum. Unless he had access to more material than the four specimens present there today, the only specimen of possible Austrian origin is a female labelled 'cynocephala/Alte Sammlung'.

The most interesting specimen, also in the Vienna Museum, is a male from F. Hendel's collection (Fig. 1C). It bears a label 'Cynophila/Algier N.A.' probably in Hendel's handwriting. It is in German and says that the specimen comes from the city or province of Algiers (Algeria). The 'N.A.' could be the initials of the collector, or simply stand for 'Nord-Afrika'. The specimen in question suggests a substantial extension of the previously documented distribution of *T. cynophila* in central western Europe. Furthermore, the slender original pin suggests that the specimen is probably from the second half of the 19th century. Subsequently, probably when Hendel got the specimen for his collection, it was re-staged in a block of pith kept on a thicker pin, and provided with the label discussed above. It may seem strange that Hendel never made this new information public, but perhaps he did not fully rely on the label data.

European thyreophorines: an overview

Three species of thyreophorines are known with certainty from Europe: *Thyreophora cynophila* (Panzer, 1798), *Centhrophlebomyia furcata* (Fabricius, 1794) and *Centhrophlebomyia anthrophaga* (Robineau-Desvoidy, 1830) (or *Centhrophlebomyia orientalis* Hendel, 1907). As explained below, these three species have all at times been declared as probably extinct in Europe or globally.

1. In respect to *T. cynophila*, the literature documents its occurrence only in continental western Europe (southern Germany, France and Austria), but it has not been found there since 1850. However, new collection-based evidence

suggests that a male specimen from F. Hendel's collection in the Vienna Museum originates from Algiers (Algeria, North Africa). The specimen is without a collecting date, but might well be from after 1850. The new find, from January and February 2007, of six individuals in carrion-baited traps a little north of Madrid indicates that, even if *T. cynophila* may have become extinct within its former distribution area, evidently it has been overlooked in other parts of Europe up to the present day. The declared global extinction of *T. cynophila* is obviously no longer valid.

2. *Centrophlebomyia furcata* was described from France in 1774, and was subsequently found in Denmark, the Czech Republic, Austria, Germany, Great Britain and Algeria. However, from 1906 onwards to 2004 no records were made of this fly in Europe, and several countries have declared it extinct. However, Freidberg (1981) reported that in Israel *C. furcata* could be found regularly on carcasses of goat, sheep and cow from November to January. Furthermore, he established that the male holotype from Palestine, upon which Sack (1939) based his description of a new genus and species, *Thyreolepida cinerea*, is actually a female of *C. furcata*. More recent finds of this fly are from Cyprus shortly before 2001, Spain in 2004 and Turkey in 2008, see Gómez-Gómez *et al.* (2009) for details. The website <http://www.diptera.info> contains an image uploaded by 'Gordon' that documents the occurrence of a male on a dead dog at 'Strymon river bank, far northern Greece, 24 November 2009' (http://www.diptera.info/forum/viewthread.php?thread_id=26429). Evidence is thus accumulating that *C. furcata* is not particularly rare or threatened, at least in the eastern part of the Mediterranean subregion.
3. Robineau-Desvoidy (1830) described *Thyreophora anthropophaga* based solely on his memory of specimens he had observed in large numbers destroying preparations of human muscles, ligaments and bones in the Paris School of Medicine in August 1821. Like *T. cynophila* and *C. furcata*, it had a lengthy scutellum with a pair of coarse apical bristles, but it was only one-third their size and of reddish and brown colour. No specimens matching that description could be found in the collections, and usually earlier dipterists listed it as an unrecognized, possibly extinct species. Paramonov (1954) thought it might be a species of the genus *Centrophlebomyia*, and Freidberg (1981) even suggested it might be a synonym of *C. furcata*. Papp (1984) dismissed *Thyreophora anthropophaga* Robineau-Desvoidy, 1830 as an 'invalid name' (apparently in the sense that it would be nomenclaturally unavailable under the provisions of the International Code of Zoological Nomenclature, ICZN). Papp argued that the original description, as based on a memorized image of specimens never preserved, is against the legislation of the ICZN code. However, it seems to us that no provisions of the ICZN code make a name proposed before 1931 unavailable under these circumstances.

Michelsen (1983) collected in Kashmir (India), on the remains of a horse, some specimens of *Centrophlebomyia* matching Robineau-Desvoidy's description of *T. anthropophaga*. Accordingly, he made the rather bold assumption that they were conspecific, and recorded the Kashmir material as *Centrophlebomyia anthropophaga* (Robineau-Desvoidy, 1830). This assumption was supported by Contini & Rivoecchi (1993), who recorded the same species from Sardinia (Italy), i.e. much closer to Paris, based on 51 specimens found in 1980 on a bait of dead snails. Apparently accepting Papp's rejection of the name *anthropophaga*, Ozerov (2000) applied a younger name to the same species, viz. *Centrophlebomyia orientalis* Hendel, 1907. This name appeared almost forgotten, and was inadvertently omitted from the catalogue of Oriental Diptera by Delfinado & Hardy (1977). The brief description by Hendel (1907), in a key to the thyreophorine genera and species known at that time, was based on material from Darjeeling (West Bengal, India) held in the Vienna Museum. However, in the absence of evidence to the contrary, we propose that *C. anthropophaga* is resurrected as the valid name for the present species, with *C. orientalis* as a subjective junior synonym (**syn.n.**).

European thyreophorines: species facing extinction?

Why are the European species of thyreophorine Piophilidae so rare in the collections? Several dipterists have speculated on possible reasons: improved hygiene in Europe might have led to rarity and extinction (Lindner, 1949); the fact that entomologists limit their collecting efforts during winter, and are generally reluctant to collect from carcasses, might also be important (McAlpine, 1977), supporting Paramonov's (1954) experience that Australian thyreophorines were rarely collected, but were found in numbers on carrion in the cool season. Menier (2003) explained the possible extinction of *T. cynophila* in western Europe as follows: the larvae preferably feed on marrow from within the long bones of large carcasses but, with the disappearance of wolves and other large predators capable of crushing these bones, this food source became largely inaccessible.

Sadly but undeniably the world's biological diversity is threatened everywhere by an ever-increasing human population. Loss and fragmentation of wilderness areas, pollution, climate change and the spread of invasive species exert devastating pressures on countless species, both locally and globally. Mass extinctions seem inevitable, but documentation of species extinctions, especially in insects and other small organisms, is difficult. Dunn (2005) emphasized this in estimating that there have been 44 000 insect species extinctions over the last 600 years, whereas the observed number was just 40! One of the main problems regarding this is that much of the existing theoretical framework for investigating species extinctions is based on studies of large vertebrates and plants, but the basic distributions of invertebrates are very different (Mawdsley & Stork, 1995). Moreover, in the case of rediscoveries of 'extinct' species it is essential to know the self-sustainability of the

612 D. Martín-Vega et al.

populations to plan effective conservation measures (Ladle *et al.*, 2009). However, there is a lack of knowledge about the minimum size of a self-sustaining population in insects: the rediscovery of the Lord Howe Island stick-insect [*Dryococelus australis* (Montrouzier, 1885)] showed that a large invertebrate can persist at very low population numbers, in very localised microhabitats, for a very long time (Priddel *et al.*, 2003).

The rediscovery of *T. cynophila* raises some concerns about the future conservation of their populations, making it necessary to take measures to ensure the population viability by removing their major threats. In this sense, it is a priority to include this species in the national catalogue of protected species in order to regulate or ban, if necessary, the indiscriminate capture by insect collectors, which is a problem regarding rediscovered insect species (Priddel *et al.*, 2003). The protection of habitat is also essential (Priddel *et al.*, 2003), although in this case it is lucky that the known populations are within the limits of the future Guadarrama National Park. Finally, taking into account the particular trophic spectrum of this species, it is essential to guarantee an adequate and continuous supply of food. This involves the maintenance of traditional livestock in the area and preventing the removal of corpses from the field, a common practice since the crisis of bovine spongiform encephalopathy (BSE) in Europe, which has already caused a severe reduction in populations of scavenging birds in Spain (Tella, 2001), and could potentially affect other scavengers that maintain small population sizes and very strict trophic requirements, as occurs with *T. cynophila*.

On the other hand, it is true that some insect species are more extinction prone than others, at both local or global scales. Many studies suggest that vulnerable and acutely threatened insect species belong to one of the following categories: (i) species that have a small total range size, as seen in endemic species and species swarms on islands or isolated mountains; (ii) species with a narrow habitat or microhabitat dependency; (iii) parasitic species (in a broad sense, including parasitoids and phytophages) with a narrow host-choice dependency. Species belonging to the first two categories are vulnerable because their total population is small or disjointed, and because they occupy small areas or narrow habitats susceptible to disturbance. Species in category 3 – perhaps a subset of category 2 – are vulnerable because their existence depends on the well-being of their host species.

European thyreophorine species, for obvious reasons, belong to neither category 1 nor 3 listed above, but are they so specialized in their microhabitat requirement (crushed bones?) that this makes them category-2 candidates? We find this very unlikely, although big carcasses of horse, donkey and mule, supposedly the favoured microhabitat for *T. cynophila*, are rarely found exposed in the field these days. What strikes us, however, is that the expected increase in thyreophorine populations during the frequent European wars of the 20th century totally escaped the notice of Diptera collectors. The only likely explanation seems to be that of Paramonov (1954): that thyreophorines are not particularly rare in nature, but are collected only rarely. Who thinks of collecting flies on large carcasses in winter after dark?

Supporting Information

Additional Supporting Information may be found in the online version of this article under the DOI reference: DOI: 10.1111/j.1365-3113.2010.00541.x

Figure S1. *Thyreophora cynophila* (Panzer, 1798). Colour illustrations of specimens collected before 1850. A, male holotype of *Musca cynophila*, from Panzer (1798); B, male, female and male body parts, from early 19th century colour plate by Meigen published in Morge (1976); C, male, from Macquart (1835); D, male, from Séguy (1932); E, female, from Lindner (1949). The illustrations are all given on different scales.

Table S1. Results from an inquiry regarding the holdings of extant specimens of *Thyreophora cynophila* (Panzer, 1798) in 16 major natural history museums.

Please note: Neither the Editors nor Wiley-Blackwell are responsible for the content or functionality of any supporting materials supplied by the authors. Any queries (other than missing material) should be directed to the corresponding author for the article.

Acknowledgements

We are grateful to the curators of the natural history museums mentioned in Table S1, who kindly helped us get an overview of the existing specimens of *Thyreophora cynophila*. Special thanks go to Peter Sehnal at the Vienna Museum and Karla Schneider at the Halle (Saale) Entomological Collections for providing valuable photo documentation, and to Nikolas Ioannou at the Copenhagen Museum for preparing the images used in Figure S1. We thank Thomas Pape at the Copenhagen Museum for his enthusiastic support and constructive comments for the manuscript. We are grateful to Peter Cranston and anonymous reviewers for comments and suggestions to improve the manuscript. The fieldwork of the first author was funded by the Spanish Ministerio de Ciencia y Tecnología (Research Project BOS2003-00400). Survey permission was granted by the Direction of the Natural Park of Peñalara and the Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio of the Madrid Community.

References

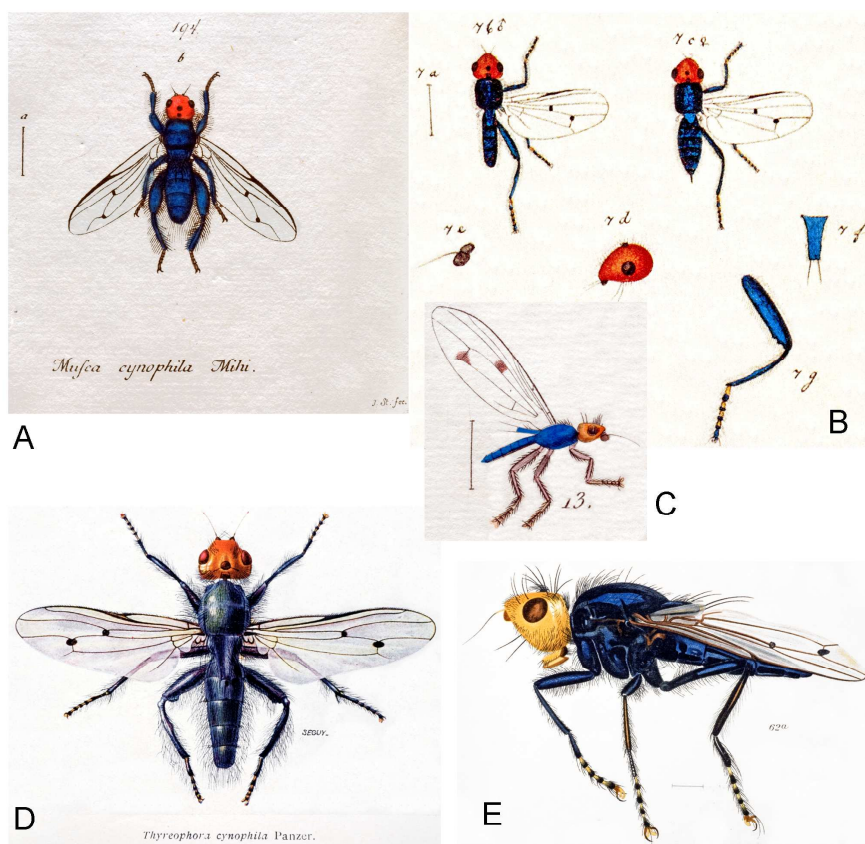
- Baz, A., Cifrián, B., Díaz-Aranda, L.M. & Martín-Vega, D. (2007) The distribution of adult blow-flies (Diptera: Calliphoridae) along an altitudinal gradient in Central Spain. *Annales de la Société Entomologique de France*, **43**, 289–296.
- Baz, A., Cifrián, B. & Martín-Vega, D. (2010) Distribution of the German wasp (*Vespa germanica*) and the common wasp (*Vespa vulgaris*) (Hymenoptera: Vespidae) in natural habitats in central Spain as shown by carrion-baited traps. *Sociobiology*, **55**, 871–881.
- Becker, T. (1902) Die Meigen'schen Typen der sogen. Muscidae acalyptrae (Muscaria holometopa) in Paris und Wien. *Zeitschrift für Hymenopterologie und Dipterologie*, **2**, 209–355.

- Contini, C. & Rivoecchi, L. (1993) Sulla presenza in Sardegna di *Centrophlebomyia anthropophaga* (Robineau-Desvoidy, 1830) (sensu Michelsen, 1983) (Diptera, Thyreophoridae). *Fragmenta Entomologica*, **25**, 275–280.
- Courtney, G.W., Pape, T., Skevington, J.H. & Sinclair, B.J. (2009) Biodiversity of Diptera. *Insect Biodiversity: Science and Society* (ed. by R.G. Footit and P.H. Adler), pp. 185–222. Wiley-Blackwell, Chichester.
- Delfinado, M.D. & Hardy, D.E. (eds) (1977) A catalog of the diptera of the Oriental region. *Suborder Cyclorrhapha (Excluding Division Aschiza)*, Vol. 3, i–x + 1–854. The University Press of Hawaii, Honolulu, Hawaii.
- Dunn, R.R. (2005) Modern insect extinctions, the neglected majority. *Conservation Biology*, **19**, 1030–1036.
- Fontaine, B., Bouchet, P. & van Achterberg, K. *et al.* (2007) The European union's 2010 target: putting rare species in focus. *Biological Conservation*, **139**, 167–185.
- Freidberg, A. (1981) Taxonomy, natural history and immature stages of the bone-skipper, *Centrophlebomyia furcata* (Fabricius) (Diptera: Piophilidae, Thyreophorina). *Entomologica Scandinavica*, **12**, 320–326.
- Gómez-Gómez, A., Díaz-Aranda, L.M. & Michelsen, V. (2009) Rediscovery of *Centrophlebomyia furcata* (Fabricius, 1794) (Diptera: Piophilidae) in Europe. *Studia Dipterologica*, **15**, 237–241.
- Hendel, F. (1903) *Centrophlebomyia* nov. gen. Thyreophorinae (Diptera). *Zeitschrift für Hymenopterologie und Dipterologie*, **3**, 215–216.
- Hendel, F. (1907) Neue und interessante Dipteren aus dem Kaiserl. Museum in Wien. (Ein Beitrag zur Kenntnis der acalyptraten Musciden). *Wiener Entomologische Zeitung*, **26**, 223–245, 1 pl.
- Kellert, S.R. (1993) Values and perceptions of invertebrates. *Conservation Biology*, **7**, 845–855.
- Ladle, R., Jepson, P., Jennings, S. & Malhado, A.C.M. (2009) Caution with claims that a species has been rediscovered. *Nature*, **461**, 723.
- Lindner, E. (1949) Handbuch. *Die Fliegen der Palaearktischen Region* (ed. by E. Lindner), Vol. 1, xii + 422, 28 pls. E. Schweizerbart, Stuttgart.
- Macquart, J.P.M. (1835) *Histoire Naturelle des Insectes. Dipteres*, Vol. 2, 1–710, 11 pls. E. Schweizerbart, Roret, Paris.
- Mawdsley, N.A. & Stork, N.E. (1995) Species extinctions in insects: ecological and biogeographical considerations. *Insects in a Changing Environment* (ed. by R. Harrington and N.E. Stork), pp. 321–369. Academic Press, London.
- May, R.M., Lawton, J.H. & Stork, N.E. (1995) Assessing extinction rates. *Extinction Rates* (ed. by J.H. Lawton and R.M. May), pp. 1–24. Oxford University Press, Oxford.
- McAlpine, J.F. (1977) A revised classification of the Piophilidae, including 'Neotiophilidae' and 'Thyreophoridae' (Diptera: Schizophora). *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, **103**, i–iv + 1–66.
- McKinney, M.I. (1999) High rates of extinction and threat in poorly studied taxa. *Conservation Biology*, **13**, 1273–1281.
- Mégnin, P. (1894) La faune des cadavres. Application de l'entomologie à la médecine légale. *Encyclopédie Scientifique des Aide-Mémoire* (ed. by M. Léauté), Vol. 101B, 1–214. G. Masson - Gauthier-Villars et Fils, Paris.
- Meigen, J.W. (1803) Versuch einer neuen Gattungseintheilung der europäischen zweiflügeligen Insekten. *Magazin für Insektenkunde*, **2**, 259–281.
- Meigen, J.W. (1826) *Systematische Beschreibung der Bekannten Europäischen Zweiflügeligen Insekten*, Vol. 5, i–xii + 1–412, 12 pls. Schultz, Hamm.
- Menier, J.-J. (2003) *Thyreophora cynophila* (Diptera, Thyreophoridae) has disappeared from France! What's the police doing? *Proceedings of the First European Forensic Entomology Seminar*, 114.
- Michelsen, V. (1983) *Thyreophora anthropophaga* Robineau-Desvoidy, an "extinct" bone-skipper rediscovered in Kashmir (Diptera: Piophilidae, Thyreophorina). *Entomologica Scandinavica*, **14**, 411–414.
- Morge, G. (1976) Dipteren-Farbtafeln nach den bisher nicht veröffentlichten Original-Handzeichnungen Meigens: 'Johann Wilhelm Meigen: Abbildung der europäischen zweiflügeligen Insekten, nach der Natur'. Pars II. *Beiträge zur Entomologie*, **26**, 441, 79 pls.
- Osten-Sacken, C.R. (1878) Luminous insects, especially Diptera. *The Entomologist's Monthly Magazine*, **15**, 43–44.
- Ozerov, A. (2000) Family Piophilidae. *Contributions to a Manual of Palaearctic Diptera* (ed. by L. Papp and B. Darvas), Appendix, pp. 355–365. Science Herold, Budapest.
- Panzer, G.W.F. (1798) *Favnae Insectorvm Germanicae Initia oder Deutschlands Insecten*, Heft 54, 24 pls. Nürnberg [= Nuremberg].
- Papp, L. (1984) Family Thyreophoridae. *Catalogue of Palaearctic Diptera. (Micropezidae–Agromyzidae)* (ed. by A. Soós and L. Papp), Vol. 9, pp. 241–242. Akadémiai Kiadó, Budapest & Elsevier, Amsterdam.
- Paramonov, S.J. (1954) XLI. – Notes on Australian Diptera (XIII–XV). *Annals and Magazine of Natural History*, **7**, 275–297.
- Pridell, D., Carille, N., Humphrey, M., Fellenberg, S. & Hiscox, D. (2003) Rediscovery of the 'extinct' Lord Howe Island stick-insect (*Dryococelus australis* (Montrouzier)) (Phasmatodea) and recommendations for its conservation. *Biodiversity and Conservation*, **12**, 1391–1403.
- Robineau-Desvoidy, J.B. (1830) Essai sur les myoidaires. *Mémoires Présentés par Divers Savans à l'Académie Royale des Sciences de l'Institut de France*, **2**, 1–813.
- Robineau-Desvoidy, J.B. (1842) Note sur le *Thyreophora cynophila*. *Annales de la Société Entomologique de France*, **10** (1841), 273.
- Robineau-Desvoidy, J.B. (1849) Communication (Séance du 10 Janvier 1849). *Annales de la Société Entomologique de France*, **7**, iv–vi.
- von Röder, V. (1882) Über einige selten vorkommende Dipteren. *Berliner Entomologische Zeitschrift*, **26**, 384–386.
- Sack, P. (1939) 62b. Thyreophoridae. *Die Fliegen der Palaearktischen Region* (ed. by E. Lindner), Vol. 7(1,1), 1–7. E. Schweizerbart, Stuttgart.
- Schiner, J.R. (1862) *Fauna Austriaca. Die Fliegen (Diptera)*, Vol. 2 (1864). Carl Gerold, Wien.
- Séguy, E. (1932) Contribution à l'étude des mouches phytophages de l'Europe occidentale. *Encyclopédie Entomologique, (B II) Dipt*, **6**, 145–212, 6 pls.
- Séguy, E. (1934) Diptères (Brachycères) (Muscidae Acalyptratae et Scatophagidae). *Faune de France*, **28**, i–ii + 1–832, 27 pls.
- Séguy, E. (1950) La biologie des Diptères. *Encyclopédie Entomologique*, **A26**, 1–609, 10 pls.
- Tella, J.L. (2001) Action is needed now, or BSE crisis could wipe out endangered birds of prey. *Nature*, **410**, 408.

Accepted 2 June 2010
First published online 3 August 2010

Supporting Information. Martin-Vega, D., Baz, A. & Michelsen, V. (2010). Back from the dead – *Thyreophora cynophila* (Panzer) (Diptera: Piophilidae), 'globally extinct': fugitive in Spain. *Systematic Entomology*, 35

SI 1. *Thyreophora cynophila* (Panzer). Colour illustrations of specimens collected before 1850. A, male holotype of *Musca cynophila*, from Panzer (1798); B, male, female and male body parts, from early 19th Century colour plate by Meigen in Morge (1976); C, male, from Macquart (1835); D, male, from Séguy (1932); E, female, from Lindner (1949). Different scales.



Supporting Information. Martin-Vega, D., Baz, A. & Michelsen, V. (2010). Back from the dead – *Thyreophora cynophila* (Panzer) (Diptera: Piophilidae), ‘globally extinct’: fugitive in Spain. *Systematic Entomology* , 35

SI 2 Table 1. Results from an inquiry regarding the holdings of extant specimens of *Thyreophora cynophila* (Panzer) in 16 major natural history museums.

Depository [curator]	no.	sex	label(s)
Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris [C. Daugeron]	1	female	Thyreophora cynophila/ Paris Guérin Méneville
do.	1	male	
do.	1	male	Thyreophora cynophila
do.	1	female	[Coll. J.W. Meigen]
Naturhistorisches Museum, Vienna [P. Sehnal]	1	male	Lyon cynophila/ coll. Winth.
do.	1	male	coll./ Hendel Cynophila/ Algier N.A.
do.	1	female	cynophila/ coll. Wiedem. Thyreophora/ cynophila/ Lyon
do.	1	female	cynocephala/ Alte Sammlung
Institut für Zoologie der Martin-Luther-Universität, Halle (Saale) [K. Schneider]	1	male	Thyro-/ phora [sic!]/ cyno-/ phila/ Panz. Syntypus/ Thyreophora/ cynophila Panzer/ 1798/ Korneyev des. 2002 [Coll. V. von Röder]
do.	1	male	Syntypus/ Thyreophora/ cynophila Panzer/ 1798/ Korveyev des. 2002 [Coll. V. von Röder]
Swedish Museum of Natural History, Stockholm [N. Jönsson]	1	male	Gallia bor./ D. Dejean. Schh. [Coll. Schönherr acc. 1847] Thyreophora/ cynophila Panz./ Frey det.
do.	1	female	Gallia mer./ Dejean. Thyreophora/ cynophila. Pan. Schh. [Coll. Schönherr acc. 1847]
Zoologisches Museum der Humboldt-Universität, Berlin [J. Ziegler]	1	female	coll./ H. Loew Thyreoph./ cynophila/ Meig.
do.	1	female	Paris/ Brongniart. 2662
The Natural History Museum, London [N. Wyatt]	1	male	Gallia France/ Thyreophora cynophila Pz.
Zoological Museum, University of Copenhagen [T. Pape]	1	male	T. cynophila Meig./ Paris Mus. Western.
Canadian National Collections of Insects, Ottawa [J. O'Hara]	0		
Muséum d'Histoire Naturelle, Genève [B. Merz]	0		
National Museum of Natural History, Washington DC [A. Norrbom]	0		
Naturalis, Leiden [P.J. van Helsdingen]	0		
Naturmuseum Senckenberg, Frankfurt [I. Rademacher]	0		
Royal Museum for Central Africa, Tervuren [E. De Coninck]	0		
Senckenberg Deutsches Entomologisches Institut, Müncheberg [F. Menzel]	0		
Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart [H.-P. Tschorsnig]	0		
Zoological Museum, Amsterdam [P.L.T. Beuk]	0		

Variation in the colour of the necrophagous fly, *Prochyliza nigrimana* (Diptera: Piophilidae): A case of seasonal polymorphism

DANIEL MARTÍN-VEGA and ARTURO BAZ

Department of Zoology and Physical Anthropology, University of Alcalá, E-28871 Alcalá de Henares, Madrid, Spain;
 e-mails: daniel.martinve@uah.es, arturo.baz@uah.es

Key words. Melanism, seasonal polymorphism, Piophilidae, *Prochyliza nigrimana*

Abstract. The occurrence of colour polymorphism in wild populations of the necrophagous fly *Prochyliza nigrimana* (Diptera: Piophilidae) is recorded but never treated in detail. The present paper shows that there is a seasonal distribution in the morphotypes, with the dark morphs emerging in spring and pale morphs emerging later and most abundant in summer. Furthermore, different proportions of each morph occur along altitudinal gradients, with dark morphs significantly more abundant at low altitudes, where mean temperatures are warmer than at high altitudes where the pale coloured morphs were more abundant. Explanations based on the adaptive value of thermal melanism are discussed.

INTRODUCTION

Melanism, the occurrence of individuals that are mostly or completely darkly pigmented, either as fixed differences between closely related species or as intraspecific polymorphisms (i.e. dark and pale morphs), is very common in the animal kingdom (Majerus, 1998; True, 2003). Majerus (1998) described melanism as “evolution in action” and cases of melanism in animals are commonly used as textbook examples of evolutionary dynamics. However, although melanism is common in many different animal taxa, it is perhaps most common in insects (Majerus, 1998) as most of the cited cases are of insects and the classical explanation of the adaptive mechanisms is based on industrial melanism in the peppered moth *Biston betularia* (L.) (Berry, 2008). Nevertheless, melanism in insects might be associated with diverse selective pressures and pleiotropic effects (Majerus, 1998; True, 2003), being often correlated with regulatory changes in both transcription factor genes and structural genes (Wittkopp et al., 2003). Ultimately, the precise ecological and developmental genetic contexts of melanism in each species might be unique (True, 2003).

The occurrence of dark-pigmented individuals in wild populations of *Prochyliza nigrimana* (Meigen, 1826) (Diptera: Piophilidae) is mentioned in several publications (e.g. Zuska & Laštovka, 1965; Merz, 1996) but it is not treated in detail, although it has caused problems of synonymy (Steyskal, 1968) and controversy over the identity of *Prochyliza nigricornis* (Meigen, 1826) (see Discussion), a rare European species. *Prochyliza nigrimana* is widespread throughout the Holarctic and Neotropical Regions and in common with most of the Piophilidae its larvae feed predominantly on carrion, but also on proteinaceous animal matter, which can be damaging for the food industry. Furthermore, there are records of this species developing on rotten fruit and decaying leaves (Zuska & Laštovka, 1965). Regarding its

presence on carrion, *P. nigrimana* is frequently attracted to carcasses in advanced stages of decay and is recorded in some carrion-insects succession studies (e.g. Martín-Vega et al., 2010; Prado e Castro & García, 2010).

MATERIAL AND METHODS

A survey using carrion-baited traps was carried out at different localities to study the ecology of sarcosaprophagous insects in natural habitats in central Spain. The carrion-baited traps were a modified version of the traps used by Morón & Terrón (1984), which were baited with squid as in previous studies (for more details see Baz et al., 2007).

Localities were selected based on a stratified sampling regime taking into account the following variables: bioclimatical levels, forest type and soil type. This resulted in the selection of 7 main types of natural habitat, which are distributed throughout the whole Madrid province in central Spain: (1) mesomediterranean holm oakwood (*Quercus ilex* ssp. *ballota*) on limestone (MHL); (2) id. on gypsum and marlstone (MHGy); (3) id. on sand (MHS); (4) id. on granite (MHG); (5) supramediterranean holm oakwood on granite (SHG); (6) supramediterranean oakwood (*Quercus pyrenaica*) on granite and schist (SOGS); (7) oromediterranean Scot's pine forests (*Pinus sylvestris*) on granite and schist (OPGS). Three localities for each habitat were selected, which resulted in a total 21 sites. Detailed information on the location and bioclimatic features of these sites can be found in Baz et al. (2010). Three traps were set at each site and monitored from June 2006 to May 2007. Traps were operated for a period of seven days in each month. A total of 63 traps were set over the period of 12 months and at the end of this period there were 756 samples (63 traps × 12).

Specimens of *P. nigrimana* were identified using the keys of McAlpine (1977). Significant differences between frequencies of both dark and pale morphs were estimated by means of chi-square tests using a significance level of $P < 0.05$.

RESULTS

A total of 1052 individuals of *P. nigrimana* were collected from the carrion-baited traps. The specimens were easily distinguishable as either dark morphs, which had a

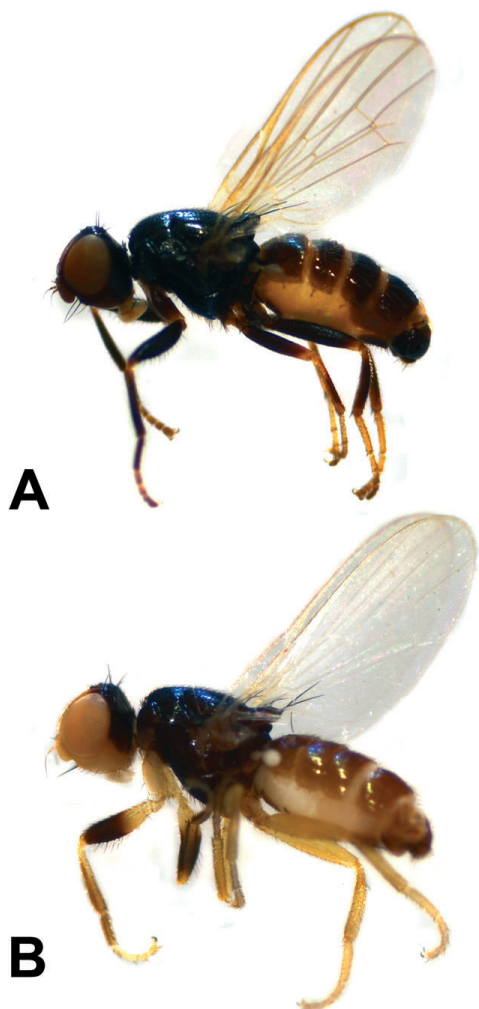


Fig. 1. Morphotypes of the piophilid *Prochyliza nigrimana*. A – dark morph, male; B – pale morph, male.

dark body coloration, with dark middle and posterior legs and anterior coxae partially darkened (Fig. 1A), or pale morphs, which had a pale body coloration, with middle legs, posterior legs and anterior coxae entirely yellow (Fig. 1B). Of the total number of specimens collected 145 were dark and 907 pale coloured.

Table 1 gives the numbers of both the dark and pale morphs caught in each month and habitat. There were significant differences in the catches at every habitat except the mesomediterranean holm oakwood on gypsum and marlstone (MHGy). In supra-mediterranean habitats a significantly higher number of the dark morph were caught in holm oakwood (SHG) and a significantly lower number in oakwood (SOGS). Fig. 2 shows the proportion of each capture made up of each morph in each habitat.

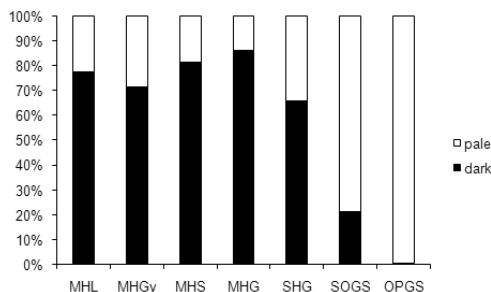


Fig. 2. The percentage of dark morphs (black bars) and pale morphs (white bars) caught in each habitat. Abbreviations for the habitats are given in Material and methods.

In terms of the monthly captures, only pale morphs were collected from June to October, with the higher numbers collected in oromediterranean Scot's pine forests on granite and schist (OPGS) between June and July (Table 1, Fig. 3). Most of the dark morphs were collected in April. May was the only month in which both dark and pale morphs were collected (Table 1, Fig. 3).

DISCUSSION

Current data seem to indicate seasonality in the occurrence of the different colour morphs of *P. nigrimana*: dark morphs were collected almost exclusively in April, while pale morphs appear later, in May, and were most abundant in June and July (Fig. 3). As the present data is only for one year it is not possible to be sure of the periodicity of this seasonal pattern, however, the changes in frequencies of the colour morphs seem to be cyclic, as predicted by some theories and observed in several insect populations (Zvereva et al., 2002; Svensson & Abbott, 2005). Furthermore, other surveys, using the same methodology and carried out in several natural habitats in central Spain between June and September in 2003 and 2007 (see Baz et al., 2010 for details), collected many pale individuals of *P. nigrimana* but no dark morphs (unpubl. data). In addition, the occurrence of dark-pigmented individuals may be under reported because of the wide varia-

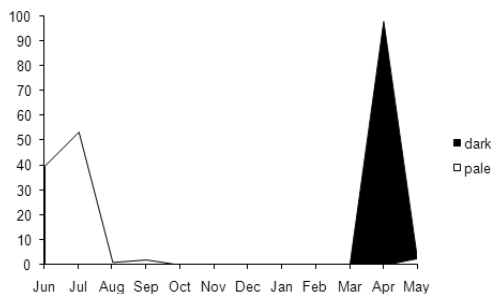


Fig. 3. Captures each month of dark morphs (black area) and light morphs (white areas), expressed as percentages of the total number of individuals collected.

TABLE 1. Numbers of each colour morph caught each month in each habitat, with values of the χ^2 test and levels of significance. D – dark morph, P pale morph. Abbreviations for the habitats are given in Material and methods.

		MHL	MHGy	MHS	MHG	SHG	SOGS	OPGS	Total
June	D	0	0	0	0	0	18	0	0
	P	0	0	0	0	0	0	343	361
July	D	0	0	0	0	0	0	0	0
	P	0	0	0	0	2	31	454	487
August	D	0	0	0	0	0	0	0	0
	P	0	0	0	0	3	3	5	11
September	D	0	0	0	0	0	0	0	0
	P	4	1	2	0	13	0	0	20
October	D	0	0	0	0	0	0	0	0
	P	0	1	0	0	0	0	0	1
April	D	14	5	31	31	47	14	0	142
	P	0	0	0	0	0	0	0	0
May	D	0	0	0	0	1	0	2	3
	P	0	0	5	5	2	0	10	25
Total	D	14	5	31	31	48	14	2	145
	P	4	2	7	5	25	52	812	907
χ^2		5.55	1.28	15.15	18.77	7.24	21.87	806.02	551.94
P		< 0.05	n.s.	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01

tion in general body colour in *P. nigrimana* and because some authors consider that this species and *Prochyliza nigricornis* should be synonymized (e.g. Steyskal, 1968; Merz, 1996; Ozerov, 2004). This is a consequence of the fact that the diagnostic characters of these species are only based on body colour, with *P. nigricornis* even darker than the dark morphs of *P. nigrimana* and with front coxae, cheek, face, palpi and antennae wholly black (McAlpine, 1977). Because of this, it is suggested that *P. nigricornis* is simply an extreme colour variant of *P. nigrimana* (Steyskal, 1968). However, both species show differences, not only in body colour, but also in the morphology of head and scutellum (Zuska & Laštovka, 1965; Merz, 1996; Stubbs & Chandler, 2001). Recently some specimens were recorded from central Spain with the colour ascribed to *P. nigricornis* (Martín-Vega & Baz, 2010). Comparison of the morphological characters and male genitalia of these specimens of *P. nigricornis* with that of both morphotypes of *P. nigrimana* revealed some differences (Martín-Vega & Baz, pers. obs.), so it is considered that they are distinct species.

An earlier eclosion of dark morphs compared to pale morphs is recorded for other insect species (True, 2003), as is the faster darkening of the cuticle of dark morphs (Thompson et al., 2002). The emergence of dark morphs of *P. nigrimana* in early spring and a later eclosion of pale morphs accords with the theory of thermal melanism, which states that dark morphs are favoured in cold conditions because they are more efficient at absorbing solar radiation (Brakefield, 1984). Conversely, pale morphs could be at an advantage in summer, when temperatures are higher and the hours of bright sunshine longer and therefore the overheating of dark morphs more likely to occur (Clusella Trullas et al., 2007). This is supported by the negative correlation between hours of bright sunshine and the frequency of dark morphs in the ladybird beetle *Adalia bipunctata* (L.) (Brakefield, 1984). Furthermore, it is suggested that seasonal polyphenism, i.e. the annual patterns in phenotypic ratios in successive generations are

under some kind of environmental control (Shapiro, 1976) and typically induced by a change in photoperiod, with insects developing alternative phenotypes depending on whether the photoperiod they experience is longer or shorter than some critical day length (Nijhout, 2003).

There were also differences in the abundance of each morph at the three bioclimatical levels sampled (Fig. 2). Such differences may be due to the altitude of each of the bioclimatical levels, in particular the temperatures at these altitudes (Rivas-Martínez et al., 1987). Thus, the activity of dark morphs in early spring is possible at the lower localities in the mesomediterranean and supramediterranean levels, with the temperatures apparently too low at the highest localities of the oromediterranean level (Table 1). In fact, April mean temperatures are 11°C and 9.5°C at the mesomediterranean and supramediterranean localities, respectively, and 5.6°C at the oromediterranean localities (Ninyerola et al., 2005). In contrast, June and July mean temperatures are respectively 20°C and 24°C at the mesomediterranean level localities, which may be too warm even for the pale morph. The summer temperatures at this bioclimatical level in central Spain appear to be unfavourable for Piophilid species (Martín-Vega et al., 2010). Consequently, in summer pale morphs are more abundant at localities in the supramediterranean and oromediterranean levels (Table 1), where the June mean temperatures are, respectively, 18°C and 14.6°C and July mean temperatures, 21.3°C and 18.6°C (Ninyerola et al., 2005).

As different proportions of each morph of *P. nigrimana* were recorded along an altitudinal gradient it is possible that this species could be used as a bioindicator of global warming in Mediterranean mountain areas. One of the best places to look for changes in plant and animal life resulting from climate change is in the mountains, where the gradual warming over the last few years has affected the distribution of some necrophagous insects (Turchetto & Vanin, 2010). If temperature determines the time of emergence of adults, then it can be assumed that a pro-

gressive increase in temperature in mountainous areas would lead to an advance in the time of emergence of adults and therefore an increase in the proportion of dark individuals. From this point of view, monitoring populations and the relative abundance of each of the two morphs of *P. nigrimana* in mountain areas could provide a measure of small changes in the climate in the area.

Unfortunately, there is a lack of information on the population dynamics, voltinism and longevity of *P. nigrimana*. Moreover, diverse selective pressures and correlated or pleiotropic effects might be associated with melanism in insects and often more than one ecological mechanism affects melanism in a particular species (see True, 2003, for a review), so it is difficult to specify the ecological context in the present case. Earlier emergence times could benefit dark morphs with an increased mating success (True, 2003), which would compensate for the increased costs associated with the production of melanin (Thompson et al., 2002). Conversely, there must be a compensatory fitness advantage to having a paler cuticle and emerging later, but the nature of this advantage remains unclear (Thompson et al., 2002). On the other hand, theory indicates that different times of emergence introduce frequency dependant factors maintaining polymorphism (Mani, 1981) and a phenotype induced by a change in the environment can be moulded into an adaptive phenotype through quantitative genetic changes (Suzuki & Nijhout, 2006). Perhaps further and long-term studies on the dark pigmentation in *P. nigrimana* may throw some light on this issue.

ACKNOWLEDGEMENTS. We are grateful to two anonymous reviewers for their comments and suggestions for improving the manuscript. This work was funded by the Spanish Ministerio de Ciencia y Tecnología (Research Project BOS2003-00400) and the University of Alcalá (Research Project PI2003/016). The authors are members of the IUICP (Instituto Universitario de Investigación en Ciencias Policiales) of the University of Alcalá.

REFERENCES

- BAZ A., CIFRIÁN B., DÍAZ-ARANDA L.M. & MARTÍN-VEGA D. 2007: The distribution of the adult blow-flies (Diptera: Calliphoridae) along an altitudinal gradient in central Spain. *Ann. Soc. Entomol. Fr.* **43**: 289–296.
- BAZ A., CIFRIÁN B., MARTÍN-VEGA D. & BAENA M. 2010: Phytophagous insects captured in carrion-baited traps in central Spain. *Bull. Insectol.* **63**: 21–30.
- BERRY R.J. 2008: Industrial melanism and peppered moths (*Biston betularia* (L.)). *Biol. J. Linn. Soc.* **39**: 301–322.
- BRAKEFIELD P.M. 1984: Ecological studies on the polymorphic ladybird *Adalia bipunctata* in the Netherlands. II. Population dynamics, differential timing of reproduction, and thermal melanism. *J. Anim. Ecol.* **53**: 775–790.
- CLUSELLA TRULLAS S., VAN WYK J.H. & SPOTILLA J.R. 2007: Thermal melanism in ectotherms. *J. Therm. Biol.* **32**: 235–245.
- MAJERUS M.E.N. 1998: *Melanism: Evolution in Action*. Oxford University Press, Oxford, 370 pp.
- MANI G.S. 1981: Conditions for balanced polymorphism in the presence of differential delay in developmental time. *Theor. Popul. Biol.* **20**: 363–393.
- MARTÍN-VEGA D. & BAZ A. 2010: *Prochyliza nigricornis* (Meigen, 1826) (Diptera: Piophilidae): nueva especie para la fauna de la Península Ibérica. *Bol. Asoc. Esp. Entomol.* **34**: 249–251.
- MARTÍN-VEGA D., GÓMEZ-GÓMEZ A., BAZ A. & DÍAZ-ARANDA L.M. 2010: New piophilid in town: the first Palaearctic record of *Piophila megastigmata* and its coexistence with *Piophila casei* in central Spain. *Med. Vet. Entomol.* doi: 10.1111/j.1365-2915.2010.00907.x
- McALPINE J.F. 1977: A revised classification of the Piophilidae, including 'Neopiophilidae' and 'Thyreophoridae' (Diptera: Schizophora). *Mem. Entomol. Soc. Can.* **103**: 1–66.
- MERZ B. 1996: Die Piophilidae (Diptera) der Schweiz mit Beschreibung einer neuen Art. *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.* **69**: 345–360.
- MORÓN M.A. & TERRÓN R.A. 1984: Distribución altitudinal y estacional de los insectos necrófilos en la Sierra Norte de Hidalgo, México. *Acta Zool. Mex. (N.S.)* **3**: 1–47.
- NIJHOUT H.F. 2003: Development and evolution of adaptive polyphenisms. *Evol. Dev.* **5**: 9–18.
- NINYEROLA M., PONS X. & ROURE J.M. 2005: *Atlas Climático Digital de la Península Ibérica. Metodología y Aplicaciones en Bioclimatología y Geobotánica*. Universidad Autónoma de Barcelona, Bellaterra, 44 pp.
- OZEROV A.L. 2004: On the classification of the Family Piophilidae (Diptera). *Zool. Zh.* **83**: 600–608 [in Russian, English abstr.].
- PRADO E CASTRO C. & GARCÍA M.D. 2010: Additions to the Piophilidae (Diptera) fauna from Portugal, with new records. *Graellsia* **66**: 101–105.
- RIVAS-MARTÍNEZ S., GANDULLO GUTIÉRREZ J.M., ALLUÉ ANDRADE J.L., MONTERO DE BURGOS J.L. & GONZÁLEZ REBOLLAR J.L. 1987: *Memoria del Mapa de Series de Vegetación de España*. ICONA, Madrid, 268 pp.
- SHAPIRO A.M. 1976: Seasonal polyphenism. *Evol. Biol.* **9**: 259–333.
- STEYSKAL G.C. 1968: Notes on North American Piophilidae. III. *Proc. Entomol. Soc. Wash.* **70**: 25–27.
- STUBBS A.E. & CHANDLER P.J. 2001: A provisional key to British Piophilidae (Diptera) and Parapiophila flavipes (Zetterstedt, 1847) new to Britain. *Dipterists Digest (2nd ser.)* **8**: 71–78.
- SUZUKI Y. & NIJHOUT H.F. 2006: Evolution of a polyphenism by genetic accommodation. *Science* **311**: 650–652.
- SVENSSON E.I. & ABBOTT J. 2005: Evolutionary dynamics and population biology of a polymorphic insect. *J. Evol. Biol.* **18**: 1503–1514.
- THOMPSON J.J.W., ARMITAGE S.A.O. & SIVA-JOTHY M.T. 2002: Cuticular colour change after imaginal eclosion is time-constrained: blacker beetles darken faster. *Physiol. Entomol.* **27**: 136–141.
- TURCHETTO M. & VANIN S. 2010: Climate change and forensic entomology. In Amendt J., Goff M.L., Campobasso C.P. & Grassberger M. (eds): *Current Concepts in Forensic Entomology*. Springer, Dordrecht, pp. 327–351.
- TRUE J.R. 2003: Insect melanism: the molecules matter. *Trends Ecol. Evol.* **18**: 640–647.
- WITTKOPF P.J., CARROLL S.B. & KOPP A. 2003: Evolution in black and white: genetic control of pigment patterns in *Drosophila*. *Trends Genet.* **19**: 495–504.
- ZUSKA J. & LAŠTOVKA P. 1965: A review of the Czechoslovak species of the family Piophilidae with special reference to their importance to food industry (Diptera, Acalyptrata). *Acta Entomol. Bohemoslov.* **62**: 141–157.
- ZVEREVA E.L., KOZLOV M.V. & KRUGLOVA O.YU. 2002: Colour polymorphism in relation to population dynamics of the leaf beetle, *Chrysomela lapponica*. *Evol. Ecol.* **16**: 523–539.

Received August 2, 2010; revised and accepted October 1, 2010



New piophilid in town: the first Palaearctic record of *Piophilina megastigmata* and its coexistence with *Piophilina casei* in central Spain

D. MARTÍN-VEGA, A. GÓMEZ-GÓMEZ, A. BAZ
and L. M. DÍAZ-ARANDA

Departamento de Zoología y Antropología Física, Universidad de Alcalá, Alcalá de Henares, Spain

Abstract. The genus *Piophilina* Fallén (Diptera: Piophilidae) is known from only two species: *Piophilina casei* (L.) is a major pest, a cosmopolitan species and is commonly used as a forensic indicator, whereas *Piophilina megastigmata* McAlpine has until now only been recorded in a natural environment in South Africa. The present work reports the first occurrence of *P. megastigmata* in the Palaearctic region from specimens collected by carrion-baited traps throughout different natural habitats of central Spain. Furthermore, the species was also collected with *P. casei* on corpses of domestic pigs used in a carrion succession study in a periurban habitat in central Spain. Both species occurred on carrion in different seasons, but *P. megastigmata* was more abundant than *P. casei* in autumn, arriving earlier at the carcasses and persisting for a longer period. The contrary pattern was observed in spring. The presence of *P. megastigmata* in different localities in central Spain and its coexistence with *P. casei* in a periurban habitat make it a potentially useful new tool for legal medicine in Europe; thus this species must be considered in forensic entomology studies.

Key words. *Piophilina casei*, *Piophilina megastigmata*, foreign species, forensic entomology, Spain.

Introduction

The genus *Piophilina* Fallén is known from only two species: *Piophilina casei* (Linnaeus) and *Piophilina megastigmata* McAlpine (McAlpine, 1978; Ozerov, 2004). The first is a cosmopolitan, endophilous and well-known species, associated with man throughout the world and an object of several studies as a result of its economic and medical interest. *Piophilina casei* can cause serious damage in the food industry because of its attraction to proteinaceous substrates like stored meat and fish, fresh hides, cured ham and dairy products (Zuska & Laštovka, 1965). Paradoxically, the presence of larvae of *P. casei* is fundamental in the production of some traditional cheeses in Italy and Croatia (Mikovic *et al.*, 1997; Russo *et al.*, 2006). The frequent association with dairy products has given *P. casei* the common name of 'cheese fly' or 'cheese skipper' because of

the leaping behaviour showed by the larvae of some species of Piophilidae (Bonduriansky, 2002). Furthermore, *P. casei* is of medical interest because it acts as a myiasic agent (Pérez Íñigo, 1971; Saleh & el Sibae, 1993), as a vector of several micropathogens (Candida & Agatino, 2004), and its attraction to carrion in advanced stages of decay has made it a valuable forensic indicator in legal medicine (Mégnin, 1894; Amendt *et al.*, 2004).

By contrast, *P. megastigmata* is a poorly known species reported only from South Africa until now (McAlpine, 1978). Previously, it had been collected only on corpses of impalas [*Aepyceros melampus* (Lichtenstein)] in the Kruger National Park, eastern Transvaal (McAlpine, 1978; Braack, 1986). McAlpine (1978) highlighted the new species, proposing it as the most primitive member of the genus and considering some features as more plesiomorphic than their equivalents in

Correspondence: Daniel Martín-Vega, Departamento de Zoología y Antropología Física, Universidad de Alcalá, 28871 Alcalá de Henares, Madrid, Spain. Tel.: +34 91 885 49 67; Fax: +34 91 885 50 80; E-mail: daniel.martinve@uah.es

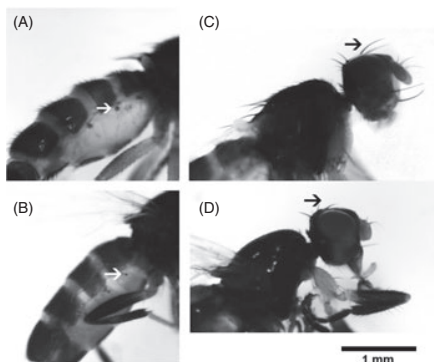


Fig. 1. Spiracles in the abdomen of (A) *Piophilidae megastigmata* are enlarged in comparison with those of (B) *Piophilidae casei*. Lateral aspect of the head and thorax of (C) *P. megastigmata* and (D) *P. casei*, highlighting the ocellar bristles of both species.

P. casei: it has a more extensively pruinose body and consequently less shiny condition, especially on the prescutellar area and on the meron; it is generally hairier and more extensively setose, especially on the abdomen and prescutellar areas, respectively, and the male demonstrates an entirely black fore tarsus and the absence of specialized hair clusters on the hind coxa (McAlpine, 1978). Furthermore, *P. megastigmata* can be clearly distinguished from *P. casei* for its enlarged abdominal spiracles (Fig. 1A, B), which support its more distinctive autapomorphic character (McAlpine, 1978) and give the species its name. Other clearly distinctive characters are that all femora are wholly yellow (the fore and hind femora are usually mostly black in *P. casei*) and strong ocellar bristles (Fig. 1C, D). The male terminalia of *P. megastigmata* differs from that of *P. casei*, as illustrated by McAlpine (1978), in that the blunt tooth-like process on sternite 7 is posteriorly directed rather than strongly directed to the left.

The present work reports the first occurrence of *P. megastigmata* in the Palaearctic region, from specimens collected by carrion-baited traps in natural habitats in central Spain. Furthermore, the species was collected with *P. casei* on cadavers of domestic pigs (*Sus scrofa* L.) used in a carrion succession study in a periurban habitat in central Spain. Collection data for *P. megastigmata* and *P. casei* are compared.

Materials and methods

Specimens of *P. casei* and *P. megastigmata* were identified with the keys of McAlpine (1977, 1978). Collected specimens of both *Piophilidae* species have been deposited in the collection of the Department of Zoology and Physical Anthropology of the University of Alcalá (Alcalá de Henares, Spain).

Surveys with carrion-baited traps

Two surveys using carrion-baited traps were carried out in different localities with the aim of studying the ecology of the

First Palaearctic record of *Piophilidae megastigmata* 65

sarcosaprophagous insects in natural habitats in central Spain. Carrion-baited traps were made by modifying the design of Morón & Terrón (1984) (for more details see Baz *et al.*, 2007). Traps were baited with squid, which has been shown to be very effective in ecological studies because it maintains a moist state of decay for much longer periods than other baits (e.g. chicken or liver) (Newton & Peck, 1975). Traps were semi-buried in the ground and protected with a perimeter of stones to avoid destruction by wild animals attracted by the carrion.

Survey 1 was designed to study the variation of the assemblages of necrophagous insects along an altitudinal gradient (Baz *et al.*, 2007). Samples were collected between the localities of Lozoya and Puerto de Navafria (Madrid province) from June to August 2003. Nine trapping sites at 100-m intervals were selected along an altitudinal gradient from 1100 m a.s.l. to 1900 m a.s.l. (both included), with one trap at each site. Traps were visited every 15 days. Details on the sites sampled are given in Baz *et al.* (2010).

Survey 2 was designed to study the habitat associations of sarcosaprophagous insects on a regional scale. Traps were set up at 21 localities throughout the province of Madrid, providing sampling of seven habitat types. Three traps at each site were installed and were maintained from June 2006 to May 2007. Traps operated for a period of 7 days within each month. Details on the localities sampled are given in Baz *et al.* (2010).

Carrion succession study

The succession study was carried out on a private property belonging to the University of Alcalá, to the northeast of the Community of Madrid (40° 30' 44.54" N, 3° 19' 41.58" W). The area is a plot with dominant ruderal vegetation, located on the Mesomediterranean bioclimatic level. Cadavers of domestic pigs weighing 24–32 kg were used as animal models, placed about 60 m apart on the study site and protected with a wire mesh cage to avoid any action by vertebrate scavengers but to permit the arrival of arthropods. Four different trials were carried out, one in each season (trial I started in June 2004, trial II in September 2004, trial III in January 2005 and trial IV in April 2005). Three animals were used in each trial; one animal served as a control from which no arthropods were collected and two represented experimental replicates.

Insect sampling was carried out in each trial throughout the decomposition process, three times per week over 2 years. Once at the laboratory, immature stages were reared until adult emergence. Both sampled and reared adults were killed by freezing and were subsequently identified.

Results

Surveys with carrion-baited traps

Five individuals (three males, two females) of *P. megastigmata* were captured using carrion-baited traps in the following localities and dates: Lozoya (40° 58' 50.3" N, 3° 48' 8.59" W), 1600 m a.s.l., June 2003, one female; Lozoya (40° 57' 8.21" N, 3° 45' 6.24" W), 1295 m a.s.l., July 2006, one

66 D. Martín-Vega et al.

Table 1. Total number of specimens of *Piophilidae casei* and *Piophilidae megastigmata* collected on pig carrion.

	Males	Females	Sex not determined*	Total	%
<i>P. casei</i> , adults	80	62	2	296	53
<i>P. casei</i> , immatures	64	83	5		
<i>P. megastigmata</i> , adults	12	33	0	256	47
<i>P. megastigmata</i> , immatures	109	99	3		
Total	265	277	10	552	100

*Sex not determined refers to individuals which could not be sexed because they were badly conserved.

male; Lozoya (40° 57' 3.26" N, 3° 45' 4.14" W), 1121 m a.s.l., July 2006, one male; Pezuela de las Torres (40° 24' 24.01" N, 3° 13' 54.12" W), 730 m a.s.l., July 2006, one male, and Vilamanta (40° 19' 23.69" N, 4° 7' 36.93" W), 610 m a.s.l., July 2006, one female. No specimens of *P. casei* were captured by carrion-baited traps. Detailed climatic and vegetation data on the localities can be found in Baz et al. (2010).

The discovery of some specimens of *P. megastigmata* among the insects collected in carrion-baited traps led us to revise the piophilids previously identified as *P. casei* collected during a carrion succession study carried out at the same time as the trapping surveys (see Materials and methods), thus modifying the information published in Gómez-Gómez et al. (2009).

Carrion succession study

A total of 552 specimens of *Piophilidae* were examined, of which 296 were identified as *P. casei* (53%) and 256 as *P. megastigmata* (47%) (Tables 1 and 2). Additionally, two other species of Piophilidae were identified in the revision of the material collected on the carrion succession study: *Prochyliza nigrimana* (Meigen) (four specimens), and *Stearibia nigriceps* (Meigen) (one specimen).

Table 2 and Fig. 2 show the relationships among captures and stage of decomposition. Only the presence of immature

stages was considered in Fig. 2 because these stages develop on the carcasses and consequently may have a higher influence on the decomposition process. In this sense, *P. megastigmata* immatures were significantly more numerous than *P. casei* immatures in succession trials II ($\chi^2 = 78.478$, $P = 0.000$) and III ($\chi^2 = 4.944$, $P = 0.026$), whereas *P. casei* immatures were significantly more numerous in trial IV ($\chi^2 = 56.818$, $P = 0.000$).

It is important to bear in mind that each trial was carried out in a specific season and under specific ambient conditions; consequently the durations of each decomposition stage varied considerably. Seasonal fluctuations in the numbers of *P. casei* and *P. megastigmata* collected on pig carrion in each trial are shown in Fig. 3.

Discussion

The succession study data show that *P. casei* and *P. megastigmata* clearly coexist on carrion in central Spain, a result that concurs with those of Braack (1987) on carcasses in South Africa. Because of the importance of *P. casei* in forensic cases worldwide (e.g. Goff & Flynn, 1991; Anderson, 1995; Carvalho et al., 2000; Sukontason et al., 2001; Arnaldos et al., 2004; Nazni et al., 2008), the discovery of a wider range of distribution for a sister-species, which appears to have the same nutrient preferences, is of considerable interest.

In studies on necrophagous insects, *P. casei* has always been well known for its attraction to carrion in an advanced stage of decomposition (Méglin, 1894). Braack (1987) suggested that such a preference may represent a strategy to avoid direct competition with Calliphoridae species, which are usually the first insects to colonize a carcass. In the present work, both *Piophilidae* species reached their maximum abundance during the advanced stages of decay in different trials and seemed to arrive at carcasses at the same time (Table 2). In view of the fact that adult *P. casei* and *P. megastigmata* overlap in their colonization patterns on the carcass, Braack (1987) observed that although abundant, *P. casei* was nevertheless significantly less numerous than *P. megastigmata*, but persisted at carrion for a slightly longer period. In our work, the total number of adults collected on carrion was clearly higher for *P. casei* ($n = 144$) than for *P. megastigmata* ($n = 45$) (Table 1). By contrast,

Table 2. Total number of *Piophilidae* individuals captured on pig carrion in relation to decomposition stage.

Trial	Species	Fresh carcass	Bloated carcass	Active decay			Advanced decay			Remains			Total
				A	L	P	A	L	P	A	L	P	
I	<i>P. casei</i>	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	2
	<i>P. megastigmata</i>	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	1
II	<i>P. casei</i>	—	—	5	—	—	—	21	—	1	2	—	29
	<i>P. megastigmata</i>	—	—	7	—	—	—	98	—	—	36	—	141
III	<i>P. casei</i>	—	—	16	—	—	62	24	18	—	—	—	120
	<i>P. megastigmata</i>	—	—	11	—	—	15	29	36	—	—	—	91
IV	<i>P. casei</i>	—	—	6	2	1	52	30	54	—	—	—	145
	<i>P. megastigmata</i>	—	—	2	—	—	9	10	2	—	—	—	23
	Total	—	—	47	2	1	141	212	110	1	38	—	552

A, adults; L, larvae; P, pupae.

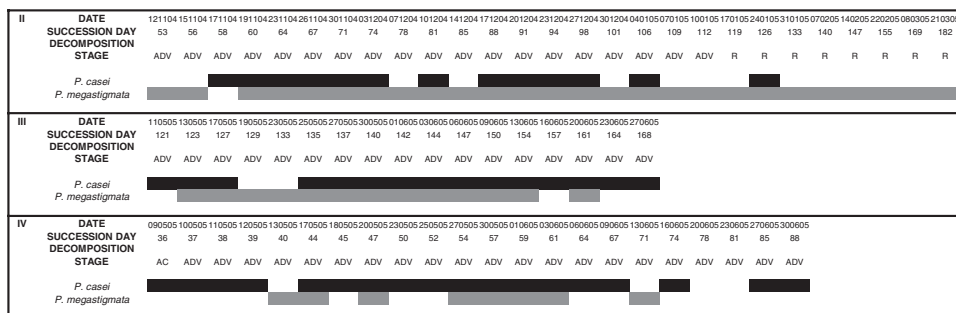


Fig. 2. Colonization patterns of immature stages of *Piophilina casei* (black bars) and *Piophilina megastigmata* (grey bars) on carcasses. Data from succession trial I have been omitted from this figure because of the small number of specimens collected (see Table 2). Decomposition stage: AC, active; ADV, advanced; R, remains.

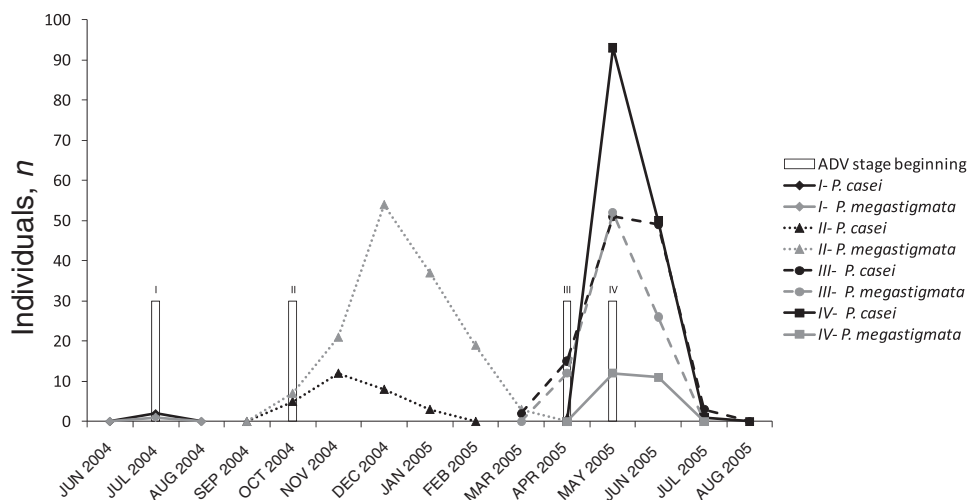


Fig. 3. Seasonal fluctuations in the numbers of *Piophilina casei* (black lines) and *Piophilina megastigmata* (grey lines) collected on pig carrion in each trial. Vertical bars show the beginning of the advanced stage of decomposition in each trial.

in terms of the number of reared immatures, *P. megastigmata* was significantly more numerous than *P. casei* in succession trials II and III in agreement with Braack (1987), but *P. casei* was significantly more numerous in trial IV (see Results).

Both species were scarce during the summer trial (Table 2), probably as a result of the high temperatures recorded and, consequently, the more rapid desiccation of the tissues that serve as a breeding substrate for larvae. Most species of Piophilidae occur in temperate and cold zones of the northern hemisphere (McAlpine, 1977) and thus low tolerances to such high temperatures can be expected in this family. Braack (1986) stated that spring was the season of greatest abundance of both *Piophilina* species, but that was not exactly the pattern observed in the present work (Fig. 3). *Piophilina casei* clearly reached its

maximum abundance in spring, when carcasses in trials III and IV were at an advanced stage of decomposition. Trial IV began in spring, whereas trial III began in winter, but, as a result of the cold temperatures of that season, decomposition did not reach an advanced stage until spring. Moreover, in spring *P. casei* arrived at the carcasses before *P. megastigmata* and persisted for a slightly longer period (Fig. 2), in accordance with Braack (1987). However, an interesting successional pattern can be observed in *P. megastigmata*, which showed two peaks of maximum abundance, in winter and spring, the latter coinciding with that of *P. casei* but at lower abundance (Fig. 3). Curiously, the few specimens of *P. megastigmata* collected in carrion-baited traps were captured in summer (see Results). Furthermore, in carcasses in trial II, in which

68 D. Martín-Vega et al.

advanced decomposition stages occurred throughout autumn and winter, *P. megastigmata* arrived before *P. casei* and persisted on carrion for a longer period (Fig. 2), contradicting the patterns observed by Braack (1987).

Another controversial aspect of the present captures relates to the synanthropy of the species. Because *P. megastigmata* had only been collected in tropical African woodland, McAlpine (1978) considered that it was probably an exophilous and asynanthropic fly. However, its abundance on carrion in a periurban area, together with an endophilous and eusynanthropic fly such as *P. casei*, suggests that *P. megastigmata* can be a synanthropic species, at least in central Spain. Moreover, the captures by carrion-baited traps show that *P. megastigmata* is widespread, at least in central Spain, throughout different localities and ecosystems (see Baz *et al.*, 2010 for details on the localities sampled). How long has this species been present in Europe? Is it present in more European countries?

McAlpine (1978) assumed that, because *P. megastigmata* was discovered in South Africa and had never been collected elsewhere, it was probably an endemic, rather sedentary species. Certainly, it seems unlikely that the presence in the Palaearctic region of a species associated with carrion and, at least potentially, also with the food industry, would have gone unnoticed for such a long time. However, it is possible that the species may have been introduced in Europe long enough ago to be confused with *P. casei* in some studies, and thus its presence was overlooked in the Palaearctic region. In this sense, it is important to emphasize that the mesonotum setulae largely confined to three isolated rows in the dorsocentral and acrostichal fields, which commonly serves as a simple character to distinguish *P. casei* from the other Piophilidae species, is in fact a character of the genus *Piophila*, and not an exclusive character of *P. casei*. However, it is worthwhile recalling that other Piophilidae genera may also occur on carrion (e.g. Michaud *et al.*, 2010) and thus it is essential to ensure a careful identification of piophilid flies in forensic entomology studies. A complete key of Piophilidae immature stages is still pending.

In conclusion, the present work shows that *P. megastigmata* coexists with *P. casei* on carrion in periurban habitats in central Spain, making it a potentially useful tool in legal medicine in Europe, and a species which must be considered in forensic entomology studies. In addition, we should not forget that *P. casei* and *P. megastigmata* appear to have the same nutrient preferences (Braack, 1987) and thus it is probable that *P. megastigmata* could achieve sanitary and economical importance, as has *P. casei*. Although McAlpine (1978) considered that *P. megastigmata* was not a domestic pest because it had been collected only in a natural habitat, in the present study the species was collected in a periurban area. Furthermore, some other less synanthropic piophilid species also occasionally infest food products (Zuska & Laštovka, 1965). Moreover, in the last few years, the gradual warming of the climate has favoured the northward spread of necrophagous insects in temperate zones of the northern hemisphere (Turchetto & Vanin, 2004) and thus *P. megastigmata* is very likely to extend its range in Europe. There is a new piophilid in town, and we should take it into account.

Acknowledgements

We are grateful to Jeffrey Skevington and Scott Kelso, curators of the Canadian National Collection of Insects (Ottawa, ON, Canada), and to Mikhail Mostovski, curator of the Natal Museum (Pietermaritzburg, South Africa), who kindly loaned us some paratypes of *Piophila megastigmata* for study and comparison. We are also indebted to Martin J. R. Hall and two anonymous reviewers for their comments and suggestions to improve the manuscript.

This work was funded by the Spanish Ministerio de Ciencia y Tecnología (Research Project BOS2003-00400) and the University of Alcalá (Research Project PI2003/016). Survey permission was granted by the Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio of the Madrid Community.

References

- Amendt, J., Krettek, R. & Zehner, R. (2004) Forensic entomology. *Naturwissenschaften*, **91**, 51–65.
- Anderson, G. (1995) The use of insects in death investigations: an analysis of cases in British Columbia over a 5-year period. *Canadian Society of Forensic Sciences Journal*, **28**, 277–292.
- Arnaldos, M.I., Sánchez, F., Álvarez, P. & García, M.D. (2004) A forensic entomology case from the southeastern Iberian Peninsula. *Aggrawal's Internet Journal of Forensic Medicine and Toxicology*, **5**, 22–25.
- Baz, A., Cifrián, B., Díaz-Aranda, L.M. & Martín-Vega, D. (2007) The distribution of the adult blowflies (Diptera: Calliphoridae) along an altitudinal gradient in central Spain. *Annales de la Société Entomologique de France*, **43**, 289–296.
- Baz, A., Cifrián, B., Martín-Vega, D. & Baena, M. (2010) Phytophagous insects captured in carrion-baited traps in central Spain. *Bulletin of Insectology*, **63**, 21–30.
- Bonduriansky, R. (2002) Leaping behaviour and responses to moisture and sound in larvae of piophilid carrion flies. *The Canadian Entomologist*, **134**, 647–656.
- Braack, L.E.O. (1986) Arthropods associated with carcasses in the northern Kruger National Park. *South African Journal of Wildlife Research*, **16**, 91–98.
- Braack, L.E.O. (1987) Community dynamics of carrion-attendant arthropods in tropical African woodland. *Oecologia*, **72**, 402–409.
- Candida, V.M. & Agatino, R. (2004) *Piophila casei* L. (Diptera: Piophilidae) monitoring in cheese ripening storehouses. *IOBC/WPRS Bulletin*, **27**, 109–114.
- Carvalho, L.M.L., Thyssen, P.J., Linhares, A.X. & Palhares, F.A.B. (2000) A checklist of arthropods associated with pig carrion and human corpses in southeastern Brazil. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, **95**, 135–138.
- Goff, M.L. & Flynn, M.M. (1991) Determination of postmortem interval by arthropod succession: a case study from the Hawaiian Islands. *Journal of Forensic Sciences*, **36**, 607–614.
- Gómez-Gómez, A., Díaz-Aranda, L.M. & Michelsen, V. (2009) Rediscovery of *Centrophlebomyia furcata* (Fabricius, 1794) (Diptera: Piophilidae) in Europe. *Studia Dipterologica*, **15**, 237–241.
- McAlpine, J.F. (1977) A revised classification of the Piophilidae, including 'Neotiophilidae' and 'Thyreophoridae' (Diptera: Schizopora). *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, **103**, 1–66.
- McAlpine, J.F. (1978) A new species of *Piophila* from South Africa (Diptera: Piophilidae). *Annals of the Natal Museum*, **23**, 455–459.

- Méglin, P. (1894) La faune des cadavres. Application de l'entomologie a la médecine légale. *Encyclopédie Scientifique des Aide-Mémoire* (ed. by M. Léauté), Masson-Gauthier-Villars et Fils, Paris.
- Michaud, J.-P., Majka, C.G., Privé, J.-P. & Moreau, G. (2010) Natural and anthropogenic changes in the insect fauna associated with carcasses in the North American Maritime lowlands. *Forensic Science International*, doi:10.1016/j.forsciint.2010.04.028.
- Miokovic, B., Zivkovic, J. & Kozacinski, L. (1997) Autochthonous Croatian 'rotten' cheese. *Veterinarski Arkiv*, **67**, 25–32.
- Morón, M.A. & Terrón, R.A. (1984) Distribución altitudinal y estacional de los insectos necrófilos en la Sierra Norte de Hidalgo, México. *Acta Zoologica Mexicana*, **3**, 1–47.
- Nazni, W.A., Jeffery, J., Sa'diyah, I. *et al.* (2008) First report of maggots of family Piophilidae recovered from human cadavers in Malaysia. *Tropical Biomedicine*, **25**, 173–175.
- Newton, A. & Peck, S.B. (1975) Baited pitfall traps for beetles. *The Coleopterist's Bulletin*, **29**, 45–46.
- Ozerov, A.L. (2004) On the classification of the family Piophilidae (Diptera). *Zoologicheskii Zhurnal*, **83**, 1353–1360 [in Russian].
- Pérez Íñigo, C. (1971) Dípteros y coleópteros pseudoparásitos del intestino humano. *Graellsia*, **27**, 161–176.
- Russo, A., Cocuzza, G.E., Vasta, M.C., Simola, M. & Virone, G. (2006) Life fertility tables of *Piophila casei* L. (Diptera: Piophilidae) reared at five different temperatures. *Environmental Entomology*, **35**, 194–200.
- Saleh, M.S. & el Sibae, M.M. (1993) Urino-genital myiasis due to *P. casei*. *Journal of the Egyptian Society of Parasitology*, **23**, 737–739.
- Sukontason, K., Sukontason, K., Vichairat, K., Piangjai, S., Lertthamnongtham, S., Vogtsberger, R.C. & Olson, J.K. (2001) The first documented forensic entomology case in Thailand. *Journal of Medical Entomology*, **38**, 746–748.
- Turchetto, M. & Vanin, S. (2004) Forensic entomology and climate change. *Forensic Science International*, **146** (Suppl), 207–209.
- Zuska, J. & Laštovka, P. (1965) A review of the Czechoslovak species of the family Piophilidae with special reference to their importance to food industry (Diptera, Acalyptrata). *Acta Entomologica Bohemoslovaca*, **62**, 141–157.

First Palaearctic record of *Piophila megastigmata* 69

Accepted 19 July 2010

First published online 31 August 2010

Para la composición del texto se ha empleado la fuente Times New Roman, diseñada en 1931 por Stanley Morison, Starling Burgess y Victor Laurent a partir de un encargo para el periódico *The Times*. Fue publicada por primera vez por Monotype Corporation en 1932.

